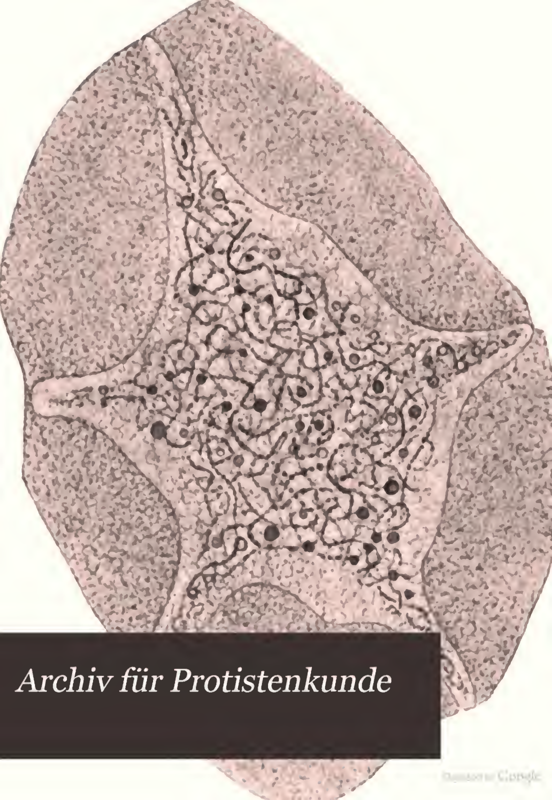
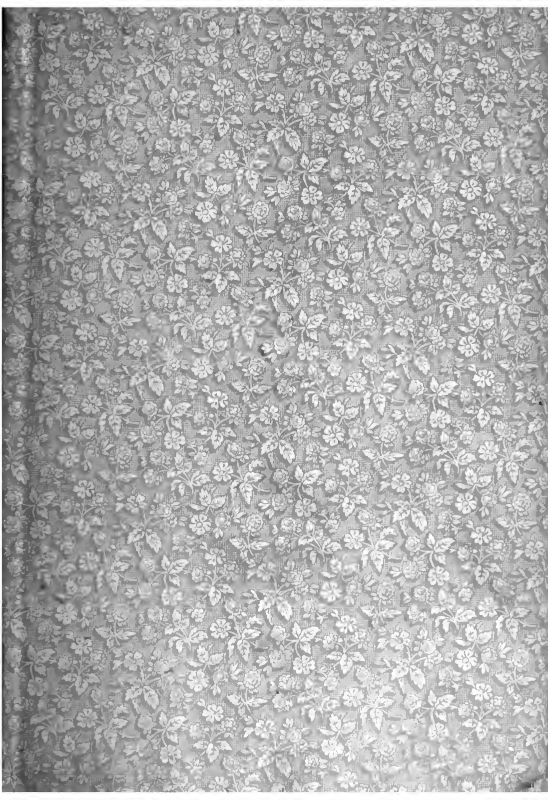

Archiv für Protistenkunde



Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

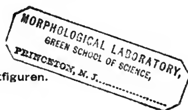
Dr. Fritz Schaudinn,

herausgegeben

von

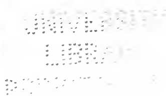
Dr. M. Hartmann und **Dr. S. von Prowazek**
Berlin. Hamburg.

Elfter Band.



Mit 22 Tafeln und 106 Textfiguren.





JENA.
Verlag von Gustav Fischer.
1908.

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

Seinem Lehrer

Herrn

Geheimen Hofrat Prof. Dr. Richard Hertwig

in Dankbarkeit und Verehrung

gewidmet

vom Verfasser.

Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes.

Von

Dr. Theodor Moroff,

a. o. Professor der Zoologie an der Universität von Sophia (Bulgarien).

(Hierzu Tafel 1—XI und 74 Textfiguren.)

Inhalt.

Einleitung.

Beim genauen Studium der Literatur fällt es gleich auf, daß die Angaben der einzelnen Autoren über die Entwicklung der *Aggregata* (*Eucoccidium*, *Legerella*, *Benedenia* usw.) auseinandergehen und ihre Schlußfolgerungen nicht immer in vollkommenen Einklang mit

ihren Abbildungen gebracht werden können. Von den älteren Untersuchungen SCHNEIDER's ist ja von vornherein zu erwarten, daß er einen richtigen Einblick in die Entwicklung dieser Tiere nicht gewinnen konnte, da sie um eine Zeit gemacht wurden, wo wir fast so gut wie gar nicht in das Geheimnis der Protistenentwicklung eingedrungen waren. Andererseits haben wir aber in SCHNEIDER einen so feinen Beobachter vor uns, daß wir mit seinen Angaben immer rechnen müssen. Er hat jedoch Beschreibungen und Abbildungen von diesen Parasiten geliefert, die mit unseren Begriffen über die Coccidien nicht gut in Einklang gebracht werden können. Die viel späteren Untersuchungen LABBÉ's bestätigen mehr oder minder die Darstellungen SCHNEIDER's. Obwohl die letzten umfangreichen Untersuchungen über diese Parasiten von einem sehr bewährten Forscher — SIEDLECKI — stammen und derselbe diese Parasiten ebenfalls zur Gruppe der Coccidien rechnet, haben die soeben angeführten Gründe in mir die Vermutung aufkommen lassen, daß wir es in diesen Parasiten mit Gregarinen zu tun haben und daß SIEDLECKI zu seinen Untersuchungen eine äußerst ungünstige Form (Art) vorgelegen hat, daher habe ich mich entschlossen, die Entwicklung dieser Parasiten einer Revision zu unterwerfen. Professor LÉGER, in dessen Laboratorium ich die Arbeit begann, stimmte meiner Ansicht bei und teilte mir außerdem mit, daß er selbst schon wiederholt, von denselben Gesichtspunkten ausgehend, die ernente Bearbeitung seinen Schülern empfohlen hätte. Er begrüßte daher meinen Wunsch, darüber zu arbeiten, mit Freude und stellte mir das im Laboratorium aufbewahrte Material sowie seine schönen Präparate auf das liebenswürdigste zur Verfügung. Auch Herr Professor JACQUEMET überließ mir seine sehr schönen Präparate in entgegenkommender Weise, so daß ich sofort mit meinen Untersuchungen beginnen konnte.

Bereits die orientierenden Untersuchungen eröffneten mir eine ungeahnte Fülle von Formen, die sich durch die Mannigfaltigkeit ihrer Entwicklungsbilder auszeichnen und unser Interesse in hohem Grade in Anspruch zu nehmen geeignet sind. Zuerst wollte ich diese Parasiten monographisch bearbeiten, wobei die Systematik eine besondere Berücksichtigung finden sollte. Im Laufe der Untersuchung hat sich jedoch eine ganze Reihe von Erscheinungen herausgestellt, welche im höchsten Grade geeignet sind, über viele strittige Fragen in der Cytologie Licht zu verbreiten und zu ihrer Lösung beizutragen, so daß ich immer mehr von diesen cytologischen Fragen in Anspruch genommen wurde. Allerdings wurde ich dadurch anderer-

seits von meinem ursprünglichen Plane abgelenkt. Es hat sich bei meinen Untersuchungen herausgestellt, daß die einzelnen Arten bei weitem keine so großen Kosmopoliten sind, wie man sich denken könnte. Daher ist zu einer erschöpfenden systematischen Bearbeitung dieser Tiere Material aus verschiedenen Gegenden notwendig, welches außerdem planmäßig während der verschiedenen Jahreszeiten gesammelt werden muß.

Wie bereits erwähnt, wurde diese Arbeit am Zoologischen Institut von Grenoble angefangen, wo mir Herr Professor LÉGER fast drei Semester auf das liebenswürdigste mit seinem Rat behilflich war. Die Untersuchungen wurden dann an der Zoologischen Station von Cette fortgesetzt, wo mir Herr Professor DUBOSCQ auf das freundlichste einen Platz zur Verfügung stellte; außerdem überließ er mir seine Präparate und das Material aus Roscow und Luc sur mère zur Benutzung. Auch ihm verdanke ich so manche wertvolle Anregung. Ferner erteilte mir Herr Professor C. CORI die Erlaubnis, während eines fünfmonatlichen Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Triest zu arbeiten und war mir während dieser Zeit mit Rat und Tat behilflich. Allen diesen Herren sowie Herrn Prof. M. JACQUEMET fühle ich mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Diese Arbeit wurde ferner mehrere Monate auch am Zoologischen Institut zu München fortgesetzt, wo mir mein verehrter Lehrer Herr Geheimer Hofrat Prof. Dr. RICHARD HERTWIG einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte und durch seinen Rat meine Arbeit in weitgehender Weise förderte. Es war mir leider nicht wie seinen anderen Schülern beschieden, mich an dem anläßlich seines 25 jährigen Professorenjubiläum herausgegebenen Festbande zu beteiligen. Es gereicht mir zur besonderen Freude, wenigstens jetzt ihm meine Arbeit zu widmen und auf diese Weise meiner Dankbarkeit dem Manne gegenüber Ausdruck zu verleihen, der soviel für mich getan hat und von dem ich allein weiß, wieviel ich ihm schulde.

Schließlich bin ich auch meinem Freunde Herrn Prof. Dr. JOSEPH FIEBIGER für die freundliche Durchsicht des Manuskripts, sowie für die Bereitwilligkeit, mit der er die Korrekturen besorgt hat, zu großem Danke verpflichtet.

I. Historische Übersicht.

Es seien hier die Arbeiten, welche über die *Aggregata* bis jetzt erschienen sind, nur kurz erwähnt, da sie bei meiner Darstellung an geeigneten Stellen im Texte ihre Würdigung finden werden.

Das Vorkommen der *Aggregata* im Darm der Cephalopoden erwähnt zum erstenmal Lieberkühn (1854), ohne dabei eine ausführliche Beschreibung darüber zu geben. Es war zuerst Eberth (1862), der nähere Angaben darüber machte. Seine Beobachtungen beziehen sich nur auf lebendes Material, infolgedessen hat er von den feineren Details nicht viel sehen können. Als Übersichtsbilder sind seine Zeichnnngen recht brauchbar. Es war jedoch zuerst Schneider (1877, 1883, 1886), der sich in mehreren Publikationen mit der *Aggregata* befaßt und in mehrerer Hinsicht die Entwicklung derselben richtig erkannt hat. Vor allem konnte er die Veränderungen im Kerne resp. im Caryosom sehr gut verfolgen. Er hat ferner die Kernteilungen, die Bildung der Sporoblasten, sowie die starke Faltung der Oberfläche des Parasiten ebenfalls sehr gut dargestellt. Die späteren sich auf lebendes Material erstreckenden Beobachtungen Mingazzini's (1892, 1894) haben über die Kernveränderungen dieser Parasiten nicht mehr viel Neues bringen können.

Labbé (1896) hat die Kernveränderungen bei der *Aggregata* näher verfolgt; er hat die Umwandlung des Oxychromatins in Basichromatin behauptet. Er glaubt, ähnlich wie Schneider, daß die Tochtercaryosome im Inneren des Hauptcaryosoms gebildet werden und erst dann aus dem letzteren herauswandern. Weiter hat er die Bildung der Spindel bei der Kernteilung beschrieben, deren Vorkommen später von Siedlecki auf das entschiedenste bestritten wurde. Man muß allerdings annehmen, daß er seine Zeichnungen zu stark schematisiert hat.

Siedlecki (1898) war der erste, welcher nach neuen Gesichtspunkten das Studium der *Aggregata* aufgenommen hat. Im Gegensatz zu den früheren Forschern, welche die Microgameten entweder als Mißbildungen (Schneider, Labbé) oder als den bei den übrigen Coccidien vorkommenden Merozoiten homologe Gebilde (Mingazzini) ansahen, erkannte er ihre echte Natur und brachte sie mit der geschlechtlichen Vermehrung dieser Parasiten in Zusammenhang. Die Kernteilungen der männlichen Parasiten hat er sicherlich nicht gesehen. Er nimmt an, daß das Chromatin in Form von kleinen Körnchen aus dem Kern auswandert, um sich an die Oberfläche des

Parasiten an einzelnen Stellen zu koncentrieren und die Microgametenkerne zu bilden, was nach meinen Untersuchungen nicht zutrifft. Die Struktur der Microgameten hat er ebenfalls nicht erkannt. Die Befruchtung — nach der Art der Coccidien — hat er lebend verfolgt. Er nimmt ferner an, daß die aus der Darmwand in das Darmlumen gelangenden Sporocysten sich unter der Einwirkung des Darmsaftes öffnen, die Sporozoiten herauskriechen und die Neuinfektion (Autoinfektion) der Cephalopoden bewirken. Obwohl er diese Vorgänge sehr ausführlich beschreibt, dürfte es sich hier um Verwechslungen handeln. Nach seinen Zeichnungen zu urteilen, hat er die allerersten Anfänge der Infektion nicht gesehen.

Jacquemet (1903) hat in einer Mitteilung die Systematik der *Aggregata* behandelt und die zwei aus *Sepia* und *Octopus* bekannten Arten näher definiert. In drei vorläufigen Mitteilungen habe ich (1906a, c, 1907) selbst kurze Angaben über die Entwicklung dieser Parasiten gemacht.

Hinsichtlich der Nomenklatur ist noch zu bemerken, daß es kaum eine andere Tiergruppe gibt, die den Namen so oft hat wechseln müssen wie die *Aggregata*. Nachdem diese Parasiten aus verschiedenen Gründen (siehe Lühe und Jacquemet) den Genusnamen *Klossia*, *Benedenia*, *Legeria*, *Legerella* haben wechseln müssen, wurden sie nach dem Vorschlag Lühe mit dem Gattungsnamen *Eucoccidium* belegt.

Die neuesten Untersuchungen von Léger und Duboscq (1906a, b, 1907), sowie meine eigenen Versuche haben jedoch ergeben, daß die unter dem Namen *Eucoccidium* bekannten Parasiten der Cephalopoden, das Geschlechtsstadium von gewissen anderen Parasiten darstellen, welche von Frenzel bereits 1885 bei den verschiedenen Crustaceen (Krabben) beschrieben und als *Aggregata* bezeichnet wurden. Infolgedessen haben die Parasiten der Cephalopoden, kraft der zoologischen Regeln, den Gattungsnamen *Eucoccidium* mit dem Namen *Aggregata* wieder umtauschen müssen und hoffentlich zum letztenmal!

Außer der Mitteilung Frenzel's existieren noch mehrere Arbeiten über diese im Darme der Krabben vorkommenden Parasiten.

Léger (1901) hat aus dem Darm von *Pinnotherus pisum* eine neue Art, *Aggregata coelomica*, beschrieben; ferner haben Léger und Duboscq (1903) eine dritte Art, *Aggregata vagans*, aus *Eupagurus prideauxi* erwähnt. Schließlich hat kürzlich aus *Inachus dorsittensis* Smith (1906) eine neue vierte Art, *Aggregata inachi*, beschrieben, welche nach diesem Forscher die Rückbildung der Geschlechtsorgane bei dem von ihr befallenen Tiere herbeiführen soll. Die letzten

Mitteilnngen von Léger und Dubosq (1906 a, b, 1907) befassen sich mit der Entwicklung dieser im Darme von *Portunus depurator* vorkommenden Parasiten.

II. Material und Untersuchungsmethoden.

Zu meinen Untersuchungen diente mir von natürlich infizierten Cephalopoden herstammendes Material, das ich selbst gesammelt habe oder der Liebenswürdigkeit anderer Herren verdanke. Das aus den verschiedenen Gegenden herstammende Material war bei weitem nicht gleichstark infiziert. Die in der Umgebuug von Cette gefangenen *Octopus* erwiesen sich so schwach infiziert, daß sie infolgedessen für ausgedehnte Studienzwecke sich als unbrauchbar erwiesen. Die Sepien waren hingegen sehr gut infiziert. Die bei Luc sur mère oder Roscow gefangenen *Octopus* waren mitunter sehr stark von diesen Parasiten befallen, wobei die ganze Infektion aus einer einzigen Art bestand. Das beste Material habe ich aus Cavalière bekommen, wo die Parasiten oft in einer so enormen Menge vorkamen, daß sie streckenweise das ganze Darmgewebe zerstört hatten und Reinkulturen bildeten. Da die einzelnen Arten auf einzelne Darmregionen beschränkt sind und dort mehr oder minder inselartig begrenzt sind, ist es am besten, mit der Lupe solche Stellen herauszusucheu und zu fixieren, wobei Proben aus verschiedenen Teilen genommeu werden sollen. Dadurch bekommt man aus einem und demselben Tier meistens mehrere verschiedene Arten oder zum mindesten verschiedene Stadien einer und derselben Art.

Um eine richtige Vorstellung von dem Reichtum der Parasiten einer Lokalität zu bekommen, muß man Material von möglichst vielen Tieren sammeln. Meine Beobachtungen von Cavalière sprechen dafür, daß die verschiedenen Jahreszeiten hierbei eine bestimmte Rolle spielen, so daß es wünschenswert wäre, beim Sammeln von Material auch diesen Umstand zu berücksichtigen.

Künstliche Infektionen habe ich an *Portunus corrugatus* in Cavalière nnternommen, indem ich den einige Tage in Reusen aufbewahrten und ausgehungerten Krabben Octopusdarm mit reifen Cysten zu fressen gegeben habe. Dadurch gelang es mir, die Sporozoiten lebend studieren zu können. Aus Mangel an nötigen Behältern und

anderen Mitteln habe ich den umgekehrten Versuch d. h. die Infektion der *Octopus* durch Verfütterung parasitärer Krabben nicht vorgenommen. In Cette habe ich die Infektion von Sepien vorgenommen; da die Tiere in der Gefangenschaft nach gewisser Zeit abstarben, konnten in dieser Hinsicht keine ausgedehnten Versuche angestellt werden. Eine *Sepia* habe ich etwa 3 Wochen ausschließlich mit aus dem Etang de teau gefangenen *Carcinus maenas* gefüttert, welche von *Aggregata* nicht befallen waren. Nachher fütterte ich die *Sepia* nur mit *Portunus depurator*.[1]) 25 Tage darauf starb die *Sepia*. Bei der Untersuchung im frischen und fixierten Zustande war das Tier sehr stark infiziert, wobei man alle Entwicklungsstadien nebeneinander fand, reife Tiere und Cysten, die ich zu einer Infektion rechne, welche um eine Zeit erfolgt sein dürfte, wo das Tier sich noch in der Freiheit befand. Daneben waren andere Stadien, die vollkommen merozoitenähnlich aussahen und auf eine höchstens zwei Tage zuvor erfolgte Infektion hindeuteten.

Da die Entwicklung dieser Parasiten sehr langsam vor sich geht, ist es unmöglich, sie an den lebenden Individuen zu verfolgen und deswegen ist man auf Kombinationen angewiesen, was aber bei einigermaßen reichlichem Material keine Schwierigkeit macht. Die ganze geschlechtliche Entwicklung spielt sich in der Darmwand von *Octopus* und *Sepia* ab, und die reifen infektionsfähigen Cysten fallen im Darmlumen heraus, um von dort weiter ins Wasser zu gelangen.

Es wurden verschiedene Fixierungsmethoden angewendet; als beste hat sich die Flemming'sche Flüssigkeit erwiesen. Ihre Zusammensetzung nach Benda hat ebenfalls ausgezeichnete Resultate gegeben. Sublimat-Eisessig leistete auch sehr gute Dienste, doch war Sublimat-Alkohol-Eisessig nicht immer gut.

Von Farbstoffen wurden eine sehr große Anzahl angewendet, viele derselben erwiesen sich aber als nicht besonders geeignet. Nach der Sublimat-Eisessig-Behandlung war weitaus die beste Färbung Hämatoxylin nach Grenacher, auch Delafield. Beim Färben wurde das Hämatoxylin sehr stark verdünnt (etwa 1 ccm auf 100—150 ccm Wasser), die Schnitte wurden darin ca. 24 Stunden gelassen. In den meisten Fällen erwies sich eine Differenzierung mit Salzsäure-Alkohol als überflüssig, da die Kerne sehr gut die

[1]) Gleichzeitig mit mir machten Léger und Duboscq den umgekehrten Versuch, d. h. sie infizierten *Portunus depurator*, indem sie ihm Darm von *Sepia* zu fressen gaben.

richtige Farbe aufwiesen. Nach der FLEMMING'schen Behandlung war es am besten, mit Eisenhämatoxylin zu färben und nachher mit Eosin nachzufärben. Magentarot mit Anilinwasser hat auch sehr gute Resultate ergeben. Die Safranin-Anilinwasser-Gentianviolett-Färbung hat sehr schöne Bilder gegeben, ist jedoch viel zu launisch. infolgedessen ist sie sehr wenig zuverlässig. Fettähnliche Plasmaeinschlüsse werden durch die FLEMMING'sche Flüssigkeit stark geschwärzt, infolgedessen wird das Studium der Kernerscheinungen sehr beeinträchtigt. Wenn aber die Schnitte ca. 24 Stunden in Terpentinöl gelassen werden, lösen sich alle diese durch die Osmiumsäure geschwärzten Körper vollkommen auf und man bekommt dann äußerst zarte Plasmastrukturen.

Beim Mikroskopieren kam das große LEITZ'sche Statif A in Anwendung mit Ölimmersion 2 mm und apochromatischen Okularen.

III. Kurze Übersicht über den Zeugungskreis der Aggregata.

Bevor ich die spezielle Darstellung der einzelnen Entwicklungsstadien von *Aggregata* beginne, will ich hier die nach den neuesten Untersuchungen festgestellte Entwicklung dieser Parasiten kurz darstellen.

Die aus dem Darm von *Octopus* oder *Sepia* herausgelangenden Cysten fallen ins Wasser, wo sie von den Krabben gefressen werden. Nachdem sich die Cysten unter der Einwirkung des Darmsaftes geöffnet haben, kriechen die Sporozoiten heraus und bohren sich alsbald in die Darmwand ein, gelangen in die Zellen der subepithelialen Schicht und beginnen zu wachsen. Sie erreichen gegen das Ende des Wachstums eine kolossale Dimension. Während des Wachstums tritt der Parasit über das Niveau der benachbarten Darmwandung nach außen hervor und bildet warzenähnliche Vorwölbungen, ähnlich den uns von *Plasmodium* aus dem Darm der Stechmücke her bekannten „Cysten“. Der riesenhaft herangewachsene Kern erfährt hierauf eine bedeutende Chromatinreduktion und fängt an, auf mitotischem Wege sich sehr stark zu vermehren, wodurch bald eine enorme Menge von Tochterkernen entsteht. Gleichzeitig hiermit zerfällt der Parasit in mehrere größere Partien. Die Kerne verteilen sich auf

der Oberfläche der einzelnen Kugeln; um jeden auf diese Weise entstandenen Kern gruppiert sich eine zugehörige Plasmamasse, wodurch eine große Anzahl von Zellen entstehen, welche jedoch sich nicht voneinander lostrennen, sondern mit einer centralen Masse, die man als Restkörper bezeichnet, in Zusammenhang bleiben. Indem diese Gebilde sich in die Länge ziehen, entstehen die Merozoiten, welche radienförmig um den Restkörper geordnet sind. Es entstehen Bilder, welche uns lebhaft an die uns von der Malaria her bekannten Bilder bei der Stechmücke erinnern.

Zu ihrer weiteren Entwicklung müssen nun die Merozoiten in den Darm eines *Octopus* resp. einer *Sepia* geraten. Dies kann nur in der Weise geschehen, daß die Krabbe von dem betreffenden Konsumenten gefressen wird. In dem Darm des betreffenden Cephalopoden frei geworden, bohren sich die Merozoiten in die Darmwand ein, wo sie sich für gewöhnlich in einer Zelle der Submucosa etablieren und alsbald zu wachsen anfangen. Sowohl der Parasit als auch sein Kern erreichen eine beträchtliche Größe. Ein geschlechtlicher Unterschied zwischen den einzelnen Parasiten ist während des Wachstums nicht zu konstatieren. Er tritt erst ein, nachdem die Parasiten dasselbe abgeschlossen haben und sich zur geschlechtlichen Vermehrung anschicken. Allerdings wird bei den weiblichen Parasiten viel mehr Reservenahrung gebildet als bei den männlichen, außerdem sind sie im Durchschnitt etwas größer. Der Kern befindet sich während des Wachstums ziemlich in der Mitte des Parasiten. Zur geschlechtlichen Vermehrung rückt er an die Oberfläche, wo er bei den weiblichen Tieren eine vollkommene Auflösung eingeht: es wird von ihm eine erste Spindel gebildet, die sich unmittelbar unter der Oberfläche befindet, durch rasch hintereinander folgende Teilungen entsteht eine sehr große Menge von Tochterkernen, die sich gleichmäßig unter der Oberfläche verteilen. Gleichzeitig mit der Kernvermehrung erfährt die Oberfläche des Parasiten viele Einfaltungen, wodurch das Tier eine meandrische Gestalt bekommt. Um jeden Kern gruppiert sich eine bestimmte Partie von Protoplasma, die sich bald voneinander loslösen. Dadurch zerfällt der ganze Körper in einzelne birnförmige Sporoblasten, ohne einen Restkörper zu hinterlassen. Bei den männlichen Parasiten wird der Kern nicht aufgelöst, sondern zerfällt, nachdem zuerst das Trophochromatin in verschiedener Form aus ihm ausgewandert ist, in einzelne Stücke, die sich auf direktem Wege weiter teilen, bis die Microgametenkerne entstehen. Inzwischen zerfällt der Parasit in 3—5 Partien, die sich mehr oder minder vollkommen voneinander trennen. Die einzelnen

Kerne nehmen nun eine komplizierte Form an und schnüren sich mit etwas Protoplasma vom Restkörper ab, wodurch die Microgameten entstehen, die die Befruchtung herbeiführen können.

Nachdem die Verschmelzung eines Sporoblasten mit einem Microgameten stattgefunden hat, entsteht eine Zygote, die an ihrer Oberfläche eine Hülle ausscheidet und sich dadurch in eine Cyste umwandelt. Der Kern erfährt mehrere anfeinander folgende Teilungen, wodurch, je nach der Art, 3—24 Tochterkerne in der Cyste entstehen. Der Inhalt der letzteren zerfällt in so viele sichel- oder S-förmige Keime (Sporozoiten), wie Kerne vorhanden sind, wobei es zur Bildung eines kleinen Restkörpers kommt. Bald darauf werden diese reifen Sporen ins Wasser entleert, wo sie von der geeigneten Krabbe gefressen werden und den Entwicklungskreiş von neuem anfangen.

Im nachfolgenden werde ich mich nur mit der in dem Darm der Cephalopoden sich abspielenden geschlechtlichen Fortpflanzung der *Aggregata* befassen, da Prof. Léger und Duboscq die ungeschlechtliche Entwicklung dieser Parasiten im Darm der verschiedenen Krabben übernommen haben.

IV. Spezieller Teil.

1. *Aggregata légeri.*

Ich stelle die Beschreibung von *Aggregata légeri* voran, da es mir bei dieser Art am besten gelang, sowohl die vegetativen als auch die geschlechtlichen Erscheinungen zu verfolgen. Allerdings muß ich die Spermiogenese dieser Art erst nach der Darstellung der Verhältnisse bei *Aggregata spinosa* verfolgen, da es mir in dieser Hinsicht bei der letzterwähnten Art viel mehr gelang, detaillierte Beobachtungen zu machen.

A. Wachstumserscheinungen bei *Aggregata.*

Zur Untersuchnng dieser Art stand mir nur fixiertes Material zur Verfügung. Die allerjüngsten Stadien, welche mir zu Gesicht kamen, stellen länglich ovale, selten auch ziemlich abgerundete Gebilde dar, die einen Durchmesser von 20 μ aufweisen. Wenn man anderer-

seits die Größe (11—13 μ lang und 1,5—2 μ breit) der Merozoiten in Betracht zieht, so ist zu erschließen, daß die Parasiten bereits eine Größenzunahme erfahren haben.

Das Protoplasma der Parasiten sieht mit schwacher Vergrößerung fein granuliert aus, bei Anwendung starker Systeme weist es in den meisten Fällen mehr oder minder deutlich eine regelmäßige Wabenstruktur auf. Im Plasma sind noch keine sich durch ihre Färbbarkeit oder Lichtbrechung auszeichnenden Einschlüsse zu sehen. An der Oberfläche ist ebenfalls keine besonders differenzierte Schicht zu sehen, obwohl eine stärkere Verdichtung des Plasmas an dieser Stelle nicht zu verkennen ist.

Der Kern befindet sich ziemlich in der Mitte des Parasiten und fällt durch seine Größe besonders auf. Er besteht aus einzelnen Chromatinkörnchen, welche darin entweder regelmäßig verteilt sind, oder eine mehr oberflächliche Lage einnehmen. In Fig. 1 haben sie noch ihre längliche Form wie bei den Schizonten deutlich bewahrt, in Fig. 2 haben sie bereits eine rundliche Gestalt angenommen. Die einzelnen Körnchen stehen durch feine Lininfäden miteinander in Verbindung; letztere könnten als der optische Ausdruck der wabigen Struktur des Kernes aufgefaßt werden. Das Caryosom ist ebenfalls als ein rundes, sich ziemlich blaß färbendes großes Gebilde im Kerne bereits zu sehen. In demselben ist eine mittlere, ziemlich schwach gefärbte Partie von einer äußeren ziemlich dicken Rindenschicht zu unterscheiden. Die letztere ist bereits stark vacuolisiert (Fig. 2). Eine besondere Kernmembran ist nicht wahrnehmbar. Die Kerngrenze wird durch die vom Plasma abweichende Struktur des Kernes und durch die stärkere Verdichtung der Chromatinkörnchen an der Oberfläche hervorgerufen.

Diese jungen Stadien von *Aggregata légeri* kommen meistens in den Epithelzellen des Darmes, selten in den sich unmittelbar darunter befindlichen Zellen des Bindegewebes vor.

Bei dem unmittelbar nächstfolgenden Wachstum sind keine besonders erwähnenswerten Veränderungen am Plasma zu konstatieren, es nimmt nur eine merklich breitwabigere Struktur an (Fig. 3). Die bedeutendsten Veränderungen spielen sich hauptsächlich am Kerne ab, welcher bald eine relativ sehr bedeutende Dimension erreicht. Vor allem ist jetzt der Kern viel stärker mit Chromatin imprägniert, was sich an seiner stärkeren Färbbarkeit kundgibt. Außerdem ist im Kerne eine Anzahl größerer Chromatinkörner zerstreut. Wie aus derselben Figur zu ersehen ist, hat bereits eine bedeutende Chromatinbereicherung stattgefunden. Wie weiter unten

gezeigt wird, sind die größeren Körnchen, sowie das fein verteilte Chromatin das Resultat der Caryosomtätigkeit, d. h. der allergrößte Teil des im Kerne vorhandenen Chromatins ist aus dem Caryosom ausgewandert. Dazwischen sind sicherlich auch die Chromatinkörnchen zerstreut, welche uns vom Sporozoitenkerne her bekannt sind (Fig. 1—3), nur daß sie sich in dem stark heranwachsenden Kern gleichmäßig verteilen und infolgedessen nicht leicht wahrgenommen werden können. Es ist leicht möglich, daß sie auch etwas an Färbbarkeit verlieren, wodurch ihre Existenz noch unscheinbarer gemacht wird. Ich betrachte diese Körnchen als das Geschlechtschromatin, welches sich an der Kerntätigkeit nicht beteiligt und später die Chromosomen der ersten Spindel bildet. Als funktionelles Chromatin haben wir sicher das Caryosom zu betrachten, welches nach Analogie mit den übrigen Arten, wo die Verhältnisse genauer verfolgt werden konnten, durch Vereinigung einiger Chromatinkörnchen vermittels einer diffusen Substanz, die man als Plastin zu bezeichnen pflegt, zustande kommt. Alle vegetativen Prozesse stehen in engster Beziehung zu seiner Tätigkeit.

Mit dem Wachstum der Zelle nimmt das Caryosom auch sehr schnell bedeutend an Größe zu, indem sich gleichzeitig seine Struktur stark verändert. Die Rindenschicht selbst zeigt ein stark vacuolisiertes Aussehen; an der Oberfläche derselben sind größere und kleinere Chromatinkörnchen angelagert, die sich sukzessiv loslösen und im Kerne verteilen. Es findet sozusagen eine Abbröckelung der Rindenschicht statt (Fig. 4). Letztere treibt an mehreren Stellen nach innen Auswüchse, die in der Regel in der Mitte des Caryosoms zusammenstoßen. Dadurch wird der zuerst einheitliche Innenraum des letzterwähnten Gebildes in mehrere Partien eingeteilt. Gleichzeitig hat sich auch die Differenz in der Färbbarkeit von Rindenschicht und Centralpartie etwas verstärkt. Ziemlich von diesem Stadium an tritt das Caryosom in eine gesteigerte vegetative Tätigkeit ein, die während des ganzen Wachstums des Parasiten anhält und das Centrum aller sich im Kern abspielenden chemischen Prozesse darstellt. Die Äußerungen dieser Tätigkeit geben sich durch die vielen morphologischen Veränderungen kund, welche sich während des Wachstums des Parasiten am Caryosom abspielen. Ringsherum sieht man viele an Größe variierende Chromatinkügelchen in dessen Nähe, welche ihre Entstehung sicher aus dem Caryosom nehmen.

Der Parasit wächst sehr rasch, er behält jedoch seine längliche Gestalt noch weiter. Das Protoplasma ist regelmäßig wabig strukturiert, im übrigen weist es aber keine nennenswerten Ver-

änderungen auf. Es ist bemerkenswert, wie der Kern mit dem Wachstum des ganzen Parasiten Schritt hält, so daß er in Hinsicht auf seine Größe immer dasselbe Verhältnis znm Protoplasma einhält. Oft wächst er sogar schneller als der ganze Parasit, so daß er infolgedessen die Hälfte und oft darüber von demselben ausmacht. Sein Ban ist sehr deutlich alveolär. Wir haben nns den Kern in diesem Stadinm als ein feinwabiges Gebilde vorzustellen, worin das Chromatin in gelöstem Zustande oder in Form von größeren Chromatinkörnchen regellos verteilt ist. Gegen die Peripherie zu verdichtet sich sowohl das achromatische Wabenwerk als anch das Chromatin, wodurch die Kernabgrenzung zustande kommt, ohne dabei eine selbständige Kernmembran zu bilden.

Das Caryosom hat gleichzeitig mit seinem starken Wachstum bedeutende Veränderungen erfahren. Es streckt sich sehr in die Länge, indem es sich gleichzeitig so stark krümmt, daß seine beiden Enden sich übereinander kreuzen (Fig. 5), oder es macht einige schneckenartige Windungen. Seine Rindenschicht ist dünner geworden; in gewissen Abständen hat sie sich nach innen eingefaltet und kulissenartig vorspringende Scheidewände gebildet, die das Innere des Caryosoms in halbgeschlossene Kammern einteilen. In seinem Inneren weist es eine ziemlich weitwabige Struktur auf. Mit dem weiteren Wachstum des Caryosoms werden durch Einfaltung der Rindenschicht immer mehr neue Kammern gebildet, welche sehr oft vollkommen abgeschlossen sind. Fig. 6 stellt einen Querschnitt des Caryosoms an einer Stelle dar, wo es eine knieförmige Biegung macht. Die Rindenschicht dieses Organes ist überall mit vielen ziemlich gleichmäßig verteilten Löchern versehen, die nach Art von Poren sein Inneres mit dem übrigen Kern in Verbindung setzen und den Austritt seines Inhaltes vermitteln. Der übrige Kern ist sehr chromatinreich geworden, nur daß die chromatische Substanz jetzt viel gleichmäßiger verteilt ist; wie in dem früheren Stadium, so sind anch jetzt im Kerne viele verschieden große Chromatinkörnchen verteilt; um das Caryosom herum sind sie aber besonders dicht angesammelt. Sicherlich rührt dies daher, daß sich das letztere in sehr starker Tätigkeit befindet. In seinem Inneren wird viel Chromatin gebildet, das durch die Poren der Rindenschicht herans wandert und sich im Kerne verteilt (Fig. 6).

Wie stark die Tätigkeit des Caryosoms bereits in diesem noch sehr jungen Stadium ist, kann man aus Fig. 7 ersehen, wo das Chromatin in Form von größeren nnd kleineren Körnchen oder richtiger Brocken in so großer Menge dasselbe verläßt, daß sich um

dasselbe herum förmlich eine dicke Schicht von solchen Chromatinbrocken bildet. Man sieht viele Körnchen, welche eben im Begriff sind, sich von der Oberfläche loszulösen und über letztere als kleine Warzen vorspringen; andere haben sich bereits losgelöst. Sicherlich lösen sich alle Körnchen sehr rasch auf, da ihre Ausbreitung im Kerne ziemlich plötzlich aufhört. Jedenfalls breitet sich der Inhalt des Caryosoms in gelöstem Zustande überall im Kerne aus, von wo aus er auch in das Plasma überwandert. Eine umgekehrte Deutung, daß diese Körnchen zum Caryosom hinwandern und von ihm zu seinem Wachstum aufgenommen werden, hat keine Wahrscheinlichkeit für sich und würde auf ganz willkürlichen Vermutungen beruhen.

Bald erreicht das Caryosom eine bedeutende Dimension, so daß es reichlich die Hälfte des gewaltigen Kernes einnimmt. Wie eine Riesenschlange schlängelt es sich im Kern herum, an einzelnen Stellen sind seine Teile knorrig miteinander verwachsen, an anderen Stellen ist es knieförmig verbogen; dann flechten sich seine Biegungen ineinander, wodurch ein wirr verlaufendes Gebilde zustande kommt, von dem man sich am besten aus Fig. 8 eine Vorstellung machen kann.

Seine Rindenschicht bleibt ebenso dick wie im vorhergehenden Stadium, dafür sind aber die Faltungen nach innen um so reichlicher und stärker, so daß sie jetzt mitunter von der einen Seite bis zur anderen verlaufen und vollkommen abgeschlossene Wände bilden. Für gewöhnlich hören sie aber im Inneren auf, indem sie allmählich dünner werden. Das Innere des Caryosoms weist eine sehr weitmaschige Struktur auf. Bei genauem Studium derselben ersieht man jedoch, daß sie durch Chromatinstränge hervorgerufen wird, die ihre Entstehung von der Rindenschicht direkt oder von den Falten derselben nehmen. Man sieht sehr deutlich überall an den Stellen, wo die letzteren aufhören, mehrfache Verzweigungen ins Innere des Caryosoms abgehen, welche sich ihrerseits weiter verzweigen. Solche dünne Ausläufer gehen auch direkt von der Rindenschicht ab. Es ist nun die Frage: Handelt es sich hier um richtige Chromatinbalken, die nach allen Richtungen verlaufen und indem sie durch Anastomosen miteinander in Verbindung treten, das Gerüstwerk zustande bringen? oder aber ist das letztere der optische Ausdruck eines Wabenwerkes? Es ist sehr wahrscheinlich, daß wie die primären Scheidewände durch die Einfaltung der Rindenschicht entstanden sind, auch das übrige Gerüstwerk durch weitere Faltung der letzteren oder durch einfaches Auswachsen ganzer Wände (Lamellen) gebildet wird, so daß wir das Caryosom aus einem inneren, sich schwach

färbenden Teil und aus einer äußeren, sich stark färbenden Rindenschicht bestehend zu denken haben. Die letztere läßt chromatische Wände aus sich entstehen, welche ihrerseits nach allen Richtungen verlaufende sekundäre Wände bildet, wodurch das Innere des Caryosoms in lauter kleine Zellen eingeteilt wird.

Die Rindenschicht, d. h. das Basichromatin ist scharf von der Nucleolarsubstanz abgegrenzt und ist mit einer Röhre zu vergleichen, in welcher letzterwähnte Substanz enthalten ist. Seine ganze Oberfläche ist von größeren und kleineren Löchern oder, wenn man will, Kanälen eingenommen, durch welche die Nucleolarsubstanz in den Kern überwandert (Fig. 9).

Der geradezu riesige Kern zeigt jetzt eine sehr regelmäßige feinwabige Struktur, nur kommt dieselbe oft durch die große Menge Chromatin, das in gelöstem Zustande oder in Form von an Größe variierenden Körnchen in ihm überall verteilt ist, nicht immer deutlich genug zum Ausdruck.

In wie großer vegetativer Tätigkeit sich das Caryosom auch in diesem Stadium befindet, kann man aus der enormen Menge Chromatinkörnchen ersehen, welche wie eine dichte Wolke dasselbe umhüllen und die sehr intensive Färbbarkeit des Kernes an dieser Stelle hervorrufen. Es treten nämlich aus dem Caryosom ständig größere und kleinere Körnchen aus, die sich gleich zur Peripherie des Kerns begeben, um von dort ins Plasma überzutreten. Während ihrer Wanderung zur Peripherie nehmen sie jedoch sehr stark an Größe ab, da sie sie sich allmählich auflösen, indem sie ständig Chromatin an den Kern abgeben. Es ist interessant, wie solche größere, aus dem Caryosom ausgewanderte Körnchen neue Centren darstellen, von denen sich chromatische Substanz verbreitet. Ringsherum sind sie von einem sich stärker färbenden Kranz umgeben, der eine dichtere Anhäufung von Chromatin darstellt. Auf diese Weise werden die zur Oberfläche des Kernes hinwandernden Chromatinkugeln entweder vollkommen aufgelöst; oder sie erreichen dieselbe als ganz kleine Körnchen, welche sich in den meisten Fällen durch ihre schlechte Färbbarkeit auszeichnen. In seiner Wanderung zur Oberfläche bevorzugt das Chromatin, wie es scheint, einzelne Richtungen, was daraus zu erschließen ist, daß es zonenförmig in einer Richtung viel dichter angehäuft ist als in anderen, was man an Fig. 8 sehr deutlich sehen kann. Ein solcher Kern, wie ihn uns die soeben erwähnte Figur vorführt, hat seine größte vegetative Tätigkeit erreicht. Der Parasit ist ebenfalls zu seiner definitiven Größe herangewachsen. Er ist von ovaler Gestalt, durchschnittlich erreicht er

130—200 μ, der Kern weist eine ähnliche Gestalt auf und erreicht ebenfalls die beträchtliche Größe von 80—100 μ; oft macht er reichlich die Hälfte des Parasiten aus.

Es wird jetzt nur mehr auf die Bildung der Reservestoffe hingearbeitet; das aus dem Kerne im gelösten Zustande heraustretende Chromatin verursacht die sehr starke Färbbarkeit des Plasmas; es wandelt sich jedoch in Reservestoffe um. Oft sieht man auch größere Chromatinkörnchen direkt aus dem Kerne heraustreten, die zuerst ihre Färbbarkeit mit Chromatinfarbstoffen vollkommen bewahren; bald werden sie jedoch gegen letztere unempfindlich, bis sie sich überhaupt nicht mehr färben und als farblose, stark glänzende Körperchen erscheinen; daher sind die Chromatinkörnchen in der Nähe des Kernes viel dichter und nach der Peripherie des Parasiten zu werden sie immer blasser und spärlicher, da sie sich während der Wanderung verschieden schnell umwandeln. Das Plasma des Parasiten ist also in einer bestimmten Periode, infolge der großen darin zerstreuten Chromatinmenge sehr stark färbbar, später, nachdem sich jedoch das Chromatin in Reservestoffe umgewandelt hat, verliert es wieder an Färbbarkeit.

Sehr auffallend bei dieser Art ist das Caryosom, welches durch seine Struktur und Gestalt unser Interesse sehr in Anspruch nimmt. In dem ganzen Tier- und Pflanzenreich sind nicht viele Fälle bekannt, wo eine ähnliche Gestalt des Nucleoles zum Vorschein kommt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß es mit dem Caryosom der übrigen Sporozoen zu vergleichen ist, was ohne weiteres aus dem bei den übrigen Arten dieser Gruppe vorkommenden Übergänge erschlossen werden kann. Andererseits ist es ebenso sicher, daß das Caryosom funktionell mit den Nucleolen der Metazoenzellen und dem Macronucleus der Ciliaten zu vergleichen ist.

R. Hertwig hat zuerst bei den Radiolarien Nucleolen von ähnlicher Gestalt beschrieben, ohne dabei nähere Angaben über ihre Struktur und Funktion machen zu können. Brandt (1885, 1905) hat später genaue Angaben über das Schicksal dieser Gebilde bei den Radiolarien gemacht, worüber jedoch weiter unten ausführlicher berichtet wird. Allerdings sind uns verzweigte Kerne aus Drüsenzellen mancher Insekten (z. B. Chironomuslarven) bekannt, die funktionell mit einem Nucleolus verglichen werden könnten. Ferner ist auch der rosenkranzähnlichen usw. und verzweigten Macronuclei mancher Infusorien und der Suctorien an dieser Stelle Erwähnung zu tun.

Es wird nun angenommen, daß die Nucleolen Gebilde darstellen, welche durch Ablagerung von überschüssigem Chromatin — von Chromatin, welches an der momentanen Funktion der Zelle sich nicht beteiligt — gebildet wird. Ihr Wachstum wird dem Umstande zugeschrieben, daß sie ständig neues Chromatin aus ihrer Umgebung in sich aufnehmen. Nach meinen Beobachtungen trifft diese Annahme sicherlich nicht zu. Es ist umgekehrt der Fall. Es sind die Nucleolen, welche ständig Chromatin an ihre Umgebung in gelöstem Zustande oder in Form von Körnchen abgeben. Wir haben die Vorstellung bekommen, daß der Kern nicht, wie es bis jetzt angenommen wird, während der funktionellen Tätigkeit auf Kosten des Protoplasma wächst, sondern umgekehrt, es ist das Gebilde, welches das Material an das Protoplasma liefert, das letzteres wegen seiner vegetativen Tätigkeit nötig hat. Wir sehen die Nucleolen als das Laboratorium an, wo dieses Material gebildet wird. Zu diesem Zwecke verarbeiten sie, die von außen aufgenommenen Nahrungsstoffe zu Chromatin, welches sich zu Nucleolarsubstanz (Plastin, Pyrenin usw.) umwandelt und in gelöstem Zustande oder in Form von Chromatinkörnchen in den Kern überwandert; bald darauf tritt es jedoch ins Plasma über, um sich dort mit anderen Stoffen in Verbindung zu setzen und die verschiedensten Protoplasmabestandteile zu bilden. Infolgedessen ist das Protoplasma derjenige Teil der Zelle, welcher sich auf Kosten des Kerns vergrößert. Für die hier kurz entwickelte Auffassung hoffe ich im Laufe der nachfolgenden Darstellung den genügenden Beweis beibringen zu können. An geeigneten Stellen werden wir die weitere Ausführung dieses Gedankens vornehmen. Hier mag diese kurze Andeutung genügen. Es ist selbstverständlich, daß der Kern nach meiner Auffassung, das zu seinem Wachstum nötige Material von dem Caryosom bezieht.

Während des Wachstums des Parasiten ist weder am Kern noch am übrigen Protoplasma ein Unterschied wahrzunehmen, der auf verschiedene Geschlechter hindeuten würde; sowohl bei der weiblichen als auch bei der männlichen *Aggregata* werden in großer Menge Reservestoffe gebildet. Erst mit dem Eintreten der im folgenden zu beschreibenden Reifungserscheinungen, die sich vor allem am Kerne abspielen, tritt dieser Unterschied deutlich zutage, und man kann von männlichen und weiblichen Parasiten sprechen. Daher wollen wir bei der folgenden Darstellung die beiden Geschlechter getrennt behandeln: ich beginne zuerst mit den

B. **Reifungserscheinungen bei den weiblichen Parasiten.**

Beim Beginn der Reifung rückt der Kern mehr zur Peripherie, wodurch er exzentrisch zu liegen kommt. Das Caryosom nimmt jetzt die innere Hälfte des Kerns ein. Die während der vegetativen Tätigkeit aus dem letzteren austretenden Chromatinkugeln weisen keinen Unterschied in ihrem Färbungsvermögen auf. Sie lösen sich auf und ihr Inhalt wandert ins Protoplasma über. Sowie aber die Reifung eintritt, sieht man auf einmal eine größere Anzahl von verhältnismäßig großen Chromatinkugeln, die sich in der äußeren Hälfte des Kerns, d. h. in der Hälfte, die jetzt nicht vom Caryosom eingenommen ist, verteilen. Vom übrigen Chromatin unterscheiden sich diese Kugeln dadurch, daß sie an Eisenhämatoxylinpräparaten heller aussehen und eine stahlgraue Farbe aufweisen. Das übrige Chromatin und das Caryosom sind hingegen viel tiefer gefärbt.

Es gelang mir leider nicht festzustellen, woher diese sich heller färbenden Kugeln ihre Entstehung nehmen. Offenbar sind sie aus dem Caryosom ausgewandert oder haben sich direkt von ihm abgeschnürt.

Bei der Anwendung von mehrfachen Färbungsmethoden habe ich eine scharf verschiedene Färbung zweierlei Chromatine, wie dies in neuester Zeit von mehreren Seiten bei verschiedenen Objekten angegeben wird, nicht erzielen können. Ich habe z. B. mit Safranin-Anilinwasser-Gentianviolett-Färbung Präparate bekommen, bei denen in einem Schnitt ein Teil des Chromatins sich rot, der andere Teil violett färbt, in dem nächsten Schnitt stehen die Verhältnisse jedoch umgekehrt, so daß ich auf die Verschiedenheit in der Färbung beider Chromatins keinen Wert legen kann.

Bevor ich zur Darstellung der weiteren Veränderungen am Kern schreite, will ich zuerst eine ausführliche Beschreibung von Fig. 10 geben, welche ein typisches Stadium darstellt. Es ist nur der Kern mit einem ganz kleinen Plasmateil auf seiner inneren Seite gezeichnet. Von dem knäuelartig gewundenen Caryosom sind nur drei Stücke gezeichnet, die auf dem Schnitt getroffen sind. Seine lebhafte Tätigkeit gibt sich durch die große Menge Chromatin kund, welche aus ihm heraustritt und um ihn herum in Form von Körnchen dicht angesammelt ist und die starke Färbbarkeit hervorruft. In der äußeren Hälfte sind die helleren Kugeln konzentriert. Ihre Größe ist ziemlichen Schwankungen unterworfen. Sie sind in einem Magma von kleinen runden bis stäbchenförmigen Körnchen eingebettet, welche stellenweise viel dichter angehäuft sind. Ich gewinne den

Eindruck, als ob diese dichteren Anhänfungen dadurch hervorgerufen werden, daß dort nnmittelbar znvor größere Kugeln in kleine Körnchen zerfallen sind. Die großen Kngeln selbst sind gleichmäßig gefärbt; nur an ihrer Oberfläche läßt sich eine dünne, dafür aber sich scharf färbende Schicht in den meisten Fällen bemerken.

Zwischen diesen Chromatinansammlungen verlanfen viele Chromatinfäden, welche eine variierende Länge anfweisen. Oft scheint es, als ob nm die meisten größeren Körnchen hernm kürzere Fädchen strahlenförmig geordnet sind, welche den Eindruck erwecken, als ob sie aus denselben heraustreten. Solcbe Chromatinfäden entspringen auch aus den dichteren Anhänfungen der Chromatinkörnchen, was man aus derselben Figur deutlich erseben kann. Außerdem sind noch einige andere, sich durch ibre Länge auszeichnende Fäden zu sehen, welche zwischen den einzelnen Körnchen verlaufen. Beim genaueren Studium läßt sich verfolgen, daß dort, wo ein Chromatinfaden zum Vorschein kommt, sich zuerst eine stärker glänzende nnd sich gleichmäßig schwachfärbende Substanz herausdifferenziert, die man als Plastin zn bezeichnen pflegt. Dies ist die Grundlage eines Chromatinfadens, woriu dann das Cbromatin in Form von gauz kurzen Stäbchen (Microsomen) auftritt. Wegen der Kleinheit dieser Gebilde ist es nicht möglich, mit Sicherheit zn entscheiden, ob die Körnchen von außen daranf kleben, oder ob sie durch eine Veränderuug der Färbbarkeit dieser bis dabin sich diffus tingierenden Snbstanz an einzelnen Stellen hervorgernfen werden, d. b. dadurcb, daß sich an dieseu Stellen das Oxychromatin in Basichromatin umwandelt (siebe S. 31); letzteres scbeint mir das Wahrscheinlichere zu sein.

Es fragt sich nnn, in welcher Beziebung diese sich blaßfärbenden Kngeln zu den Chromatinfäden stehen? Es ist möglich, daß sie dieselben aus sich heranswachsen lassen. Nacb meinen Beobachtungen ist jedoch viel wahrscheinlicber anzunebmen, daß diese Fäden in keinem direkten Zusammenhang mit ihnen stehen, sie liefern nnr die nötige Nabrung für das Wachstum derselben. Ich will nur daran erinnern, daß Carnoy nnd Lebrun die Entstehung von chromosomenähnlichen Fäden aus Nucleolen bei Amphibien bescbrieben habeu, welche jedoch bald wieder zerstört werden, nm aus ibrem Material Nucleolen einer neuen Generation zu bilden. Dieser Prozeß kann sich während der Eireifung viele Male wiederholeu. Diese Angaben werden später von Fik (1899) nnd von Lubosch (1900) bestätigt. Doch glaube ich nicht, daß diese Fäden bei *Aggregata* mit den von Carnoy und Lebrun zuerst bei den Amphibien

beschriebenen Gebilden verglichen werden können. Vielmehr sind mit letzteren andere aus dem Caryosom herauswachsende fadenähnliche Gebilde zn vergleichen; darüher will ich jedoch erst weiter nnten berichten.

Mit mehr Recht sind diese Fäden mit den Chromosomen der ersten Richtnngsspindel der Metazoeneier zu vergleichen, nnd ich will sie als Idiochromatin bezeichnen. Ihnen gegenüber stelle ich den übrigen Kern samt dem Caryosom nnd bezeichne diese beiden als Trophochromatin. Nach nnserer Überzengung sind diese das Idiochromatin darstellenden Fäden die direkte Fortsetznng der Chromatinkörnchen, welche nach der Bildung des Caryosoms in dem Kern des jungen Parasiten übrig blieben (Fig. 1 n. 2). Offenbar haben sie ihre Selbständigkeit (Individualität) während der ganzen vegetativen Tätigkeit bewahrt. Mit dem übrigen Kern sind sie sozusagen mechanisch vermengt gewesen.

Obwohl die weiteren Veränderungen an den beiden Chromatinarten sich gleichzeitig vollziehen, will ich sie getrennt beschreiben nnd ich beginne mit der

a) Umwandlung des Idiochromatins.

Nachdem die Chromatinfäden sich auf diese Weise gebildet haben, wandern sie znr Oberfläche des Kerns, wo sie sich dicht nebeneinander sammeln nnd gleichzeitig einen parallelen Verlauf annehmen. Fig 12 stellt einen ganz oberflächlich angeschnittenen Kern dar, anf welchem man mehrere Fäden sieht, die sich etwas enger aneinandergelegt haben. Auf den folgenden Schnitten sieht man noch viele Fäden, welche gerade im Begriff sind, zu den anderen zu wandern. Es ist zu erwähnen, daß die bereits unter der Kernoberfläche angelangten Fäden dicht an das Protoplasma angeschmiegt sind, so daß sie infolge der gewölbten Oberfläche des Kerns einen gebogenen Verlauf nehmen. Noch weiter vorgeschritten ist diese Konzentration der Chromatinfäden in dem in Fig. 13 dargestellten Stadium, welches eine Kombination zweier Schnitte darstellt, der eine ist ein ganz oberflächlicher Anschnitt des Kerns, der zweite ist der darauffolgende. Hier haben sich die Chromatinfäden stärker verdichtet, so daß sie jetzt einen dentlichen Strang gebildet haben. Sicherlich verwachsen auch einzelne Fäden miteinander mit ihren Enden, da letztere jetzt eine beträchtlichere Länge aufweisen. Aus den folgendeu Schnitten der Serie ist zu erschließen, daß sich noch viele Chromatinfäden im Kerne zerstrent finden; die meisten sind jedoch ziemlich in der Nähe

des bereits gebildeten Stranges angelangt. Das Endresultat dieser Konzentration ist die Bildung eines lockeren Bündels dicht unter der Oberfläche des Kerns (Fig. 13), wo die Fäden im Anfang mehr oder minder parallel verlanfen. Später verflechten sie sich miteinander, indem sich das ganze Büdel nm seine Längsachse dreht. Daß die Fäden dicht unter der Oberfläche des Kerns verlanfen, ersieht man am besten aus einem Schnitt, der das Chromatinbündel der Länge nach getroffen hat (Fig. 14a). Dieses Bündel stellt das Chromatin dar, das bei der weiteren Entwicklung die Chromosomen der ersten Spindel liefert. Unmittelbar daranf schmiegen sich die einzelnen Fäden dichter aneinander nnd bilden ein ziemlich festes Bündel, worin die einzelnen Fäden jedoch sehr deutlich zn sehen sind. Oft setzt sich das Bündel bis zur entgegengesetzten inneren Seite des Kerns fort, wo es in einer stärkeren Verdichtung (Anhäufung) des Chromatins endet. Es scheint, als ob diese Stadien ziemlich langsam verlanfen, da sie oft zu sehen sind. Bald fängt das Bündel jedoch sich zu verkürzen an, indem es gleichzeitig sich aufzulockern beginnt, wodurch wieder ein lockeres Bündel zustande kommt (Fig. 16), dessen vorderes Ende durch die Verkürzung der Chromatinfäden bedentend dicker und breiter anssieht. Am anderen Ende lanfen die Fäden auseinander. Schließlich geht die Verkürzung so weit vor sich, daß bald ein Gebilde entsteht, welches am meisten mit einem Haarwickel zu vergleichen wäre. Nnr einzelne Chromatinfäden laufen in verschiedene Richtungen aus (Fig. 15). Dabei ist zu bemerken, daß das Geschlechtschromatin immer die Kernoberfläche behält.

Der Kern selbst ist ganz an die Peripherie des Parasiten hingewandert und steht oft mit derselben in unmittelbarer Berührung. An dieser Stelle ist eben das vorhin erwähnte haarwickelförmig zusammengezogene Geschlechtschromatin zu sehen, so daß man wirklich daran denken könnte, daß wir es hier mit einem Spermatiden zn tun haben, das vor kurzem in den Kern eingedrungen ist und sich bereits in Chromatinfäden aufgelöst hat. Gewöhnlich gehen vom Haarwickel einzelne Fäden aus, die dicht an die Kernoberfläche angeschmiegt sich in verschiedenen Richtungen weit in den Kern erstrecken. An derselben Stelle kommt das Caryosom oft mit der Oberfläche in Berührung nnd macht für gewöhnlich mehrere scharfe Umbiegungen. In den meisten Fällen schiebt sich das Geschlechtschromatin zwischen die Oberfläche des Kerns und das Caryosom ein. In diesem Stadium haben wir also diese zwei Chromatinteile in die änßere Hälfte des Kernes lokalisiert; und sie reichen sehr selten bis znr Mitte des letzteren. Der ganze Kern ist

von einer sehr großen Menge Chromatin erfüllt, das sich gleichmäßig oder in breiten, ein verschwommenes Gerüst bildenden Zügen (Streifen) verteilt. Eine große Menge von größeren Chromatinkörnchen sind außerdem überall im Kerne verteilt.

Die Auflösung des Kerns ist bereits eingeleitet; dieselbe gibt sich dadurch kund, daß die von früher her bekannte Chromatinverdichtung, welche sich jetzt gerade an der entgegengesetzten, dem Innern des Parasiten zugekehrten Seite des Kernes befindet, vom Protoplasma halb umschlossen ist und in der nächsten Zeit vom Kern vollkommen getrennt wird (Fig. A). Außerdem sieht man, wie das Protoplasma um den Kern herum an einzelnen Stellen immer tiefer darin eindringt.

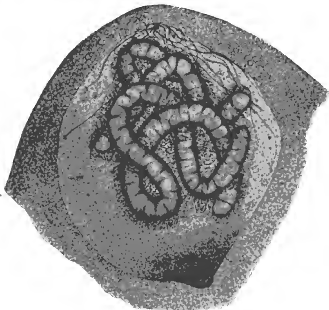


Fig. A. *Aggregata légeri.*
Der Anfang der Kernauflösung; die Chromatinverdichtung an der Innenseite des Kerns ist bereits teilweise vom Protoplasma umschlossen.

Jetzt will ich einem Einwand entgegentreten, der gegen die hier zusammengestellte Reihenfolge der Bilder und die daran geknüpfte Darstellung erhoben werden könnte. Man könnte nämlich annehmen, daß sich die Umwandlungsprozesse in Wirklichkeit gerade

umgekehrt abspielen; daß sich das Geschlechtschromatin zuerst in Form eines Reticnlums verdichtet (Fig. 17) nnd dann erst in einzelne Faden answächst, die sich zn einem Bündel vereinigen, wodurch die in Fig. 16, 15, 14 dargestellten Bilder hervorgerufen werden. Eine solche Dentung der Bilder ist entschieden falsch. Seine Unrichtigkeit kann dnrch die sich am übrigen Kern gleichzeitig abspielenden Umwandlungen bewiesen werden, wo bei der Konstrniernng ihrer Reihenfolge der Willkür kein Raum geboten ist. Beim Beginn der Bildung der Chromatinfäden nnd während der Wanderung der letzteren zur Oberfläche znr Bildnng des Chromatinbündels ist der Kern sehr scharf von dem nmgebenden Protoplasma getrennt. Das Caryosom ist änßerst üppig ausgebildet und in voller Tätigkeit; außerdem ist es noch nicht soweit zur Oberfläche gewandert. Das Chromatin ist noch gleichmäßig im Kerne verteilt. Erst mit der Bildung des Bündels oder etwas später, findet eine stärkere Verdichtung des Chromatins an einer Stelle an der inneren Seite des Kernes statt, welche mit der gleichzeitigen Verkürzung der Bündelfasern an dem äußeren Ende des Kernes sich immer mehr ausdehnt.

Es treten jetzt eine Reihe von Erscheinungen im Kern und Caryosom ein, die auf ihre herannahende Anflösnng hindenten; darüber werde ich jedoch in dem Kapitel über die Umwandlung des Trophochromatins eingehen. Alle diese Erscheinungen sprechen eben für die von mir konstruierte Reihenfolge der Bilder.

Im Verlanf der weiteren Umwandlungen verkürzen sich die Fäden des Geschlechtschromatin zu kurzen dicken Chromatinstäbchen, welche die Chromosomen der ersten Spindel darstellen. Leider war es mir unmöglich, bestimmt zn zählen, aus wie vielen Chromosomen das Bündel besteht, um ersehen zu können, ob die Chromosomenzahl in einem sehr frühen Stadinm bereits festgestellt ist, oder aber viel mehr Chromatinfäden gebildet werden, was mir der Fall zn sein scheint, die kurz vor der Bildung der ersten Spindel sich zn der bestimmten Zahl rednzieren, indem sich immer mehrere zur Bildnng eines einzigen Chromosomen vereinigen.

Gegen die Ansicht Boveri's, daß die Chromosomen streng ihre Individualität bewahren, haben sich in der letzten Zeit eine ganze Anzahl von Stimmen erhoben, welche behaupten, daß die Chromosomen einer Spindel nicht genau dasselbe Material besitzen, wie die Chromosomen, welche von der vorhergehenden Teilung erstanden sind. Eine ganze Anzahl von Beobachtungen wurden zugunsten letzterer Ansicht gemacht. Nach der Art und Weise, wie die Chromosomen bei *Aggregata légeri* durch Vereinigung einzelner überall

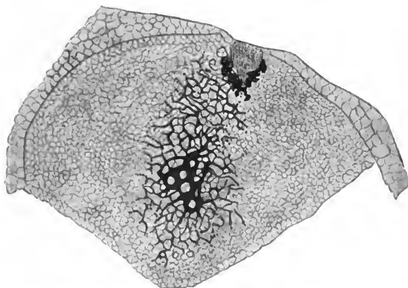


Fig. A 1. *Aggregata légeri.*
Ein Teil vom Kern; die erste Anlage der Kernspindel. Das chromatische Gerüst stellt das sich auflösende Caryosom. Das Geschlechtschromatin ist um die Spindelanlage herum gruppiert. 1200 : 1.

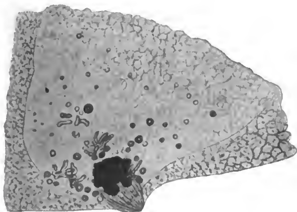


Fig. A 2. *Aggregata légeri.*
Die erste Anlage der Teilungsspindel; die Chromosomen um den Spindelkegel herum. Die Stäbchen und Körnchen stellen den letzten Rest des Caryosoms dar. 1200 : 1.

zerstreuter Chromatinfädchen zustande kommen, müssen wir auch zu dem Schlusse kommen, daß eine Kontinuität der Chromosomen ganz ausgeschlossen ist; vielmehr spricht diese Erscheinung zugunsten GIARDINA's, nach welchem die Konstanz der Chromosomenzahl weder von der Quantität der sich in der Äquatorialplatte verteilenden Chromosomensubstanz noch von dem Bestehenbleiben der Chromosomen abhängt. Sie hängen vielmehr von der Konstanz ab, mit der sich in jeder Mitose gewisse Bedingungen wiederholen, welche für jede Art von Organismen charakteristisch sind, und von der Quantität der Chromosomensubstanz, sowie von dem Bestehenbleiben der Chromosomen unabhängig sind.

Sowie die Chromatinfäden eine bedeutende Verkürzung erfahren haben, bemerkt man nach außen von ihnen eine Stelle, die sich durch die besondere Anordnung ihrer achromatischen Fäden von ihrer Umgebung deutlich hervorhebt. Das ist die erste Anlage der Spindel. Zuerst sind daselbst die Waben ziemlich regelmäßig, nur sehen sie etwas stärker aus, als in der Umgebung (Fig. A 1). Bald strecken sie sich jedoch etwas in die Länge und bilden einen über die Oberfläche des Parasiten vorspringenden Kegel (Fig A 2) worin man jedoch noch die queren Verbindungen sehen kann. Die Achromatinmaschen erfahren eine noch weitere Streckung in die Richtung der Kegelspitze, wodurch eine faserige Struktur entsteht; gleichzeitig damit verschwinden auch die Querverbindungen zwischen denselben. Auf diese Weise entstehen die Fasern der ersten Spindel, die in Form eines zuerst stumpfen Kegels ziemlich stark über die Oberfläche des Parasiten vorspringen: später spitzt sich jedoch der Kegel nach außen stark zu. An der Basis des letzteren befinden sich die einzelnen Chromosomen, welche erstere ringförmig umgeben, oder sie sind in Form eines Haufens von dem Kegel glockenförmig umhüllt.

Dabei ist zu bemerken, daß man an der Kegelspitze keine Chromatinverdichtung wahrnehmen kann, welche man als ein Centriol deuten könnte. Ich muß dabei hinzufügen, daß die Fasern von den Chromosomen bis zur Kegelspitze direkt verlaufen.

Unmittelbar nach der Bildung des achromatischen Kegels folgt die Bildung der ersten Spindel und die Kernteilung. Zuerst spaltet sich der Kegel an seiner Spitze, wodurch jetzt zwei neue Kegel entstehen, deren Fasern jedoch unmittelbar in eine gemeinsame Basis zusammenlaufen. Bald rücken jedoch die beiden Spitzen auseinander, immer über die Oberfläche hervorragend. Mit ihrem Fortrücken entfernen sie sich von dem Chromosomenhaufen oder mit anderen

Worten, die Fasern jeder Spindelhälfte verlängern sich sehr stark. Es entstehen außerdem neue Fasern, die nicht mehr zu den Chromosomen verlaufen, sondern sich nach allen Richtungen zerstreuen und mehr oder minder weit in den Kern eindringen.

Soweit ich die Literatur kenne, ist kaum ein zweiter Fall von ähnlicher Spindelbildung bekannt. Hier kann man mit einer Klarheit, die nichts zu wünschen übrig läßt, verfolgen, wie sich für diesen Zweck eine bestimmte Partie vom achromatischen Gerüst des Kerns abgrenzt und zu der ersten Spindel auswächst. Dabei kommt eine größere Kraft zur Entfaltung, was wir aus dem starken Hervorragen der Spindelspitze über die Oberfläche erschließen können. Im ganzen Tierreich werden eigentlich die Spindeln unter der Wirkung der Centriolen gebildet, indem sich die Wabenstruktur des Protoplasma und des Kernes strahlenförmig umordnet. Hier bei *Aggregata legeri* findet diese Erscheinung ohne eine äußere Anregung, d. h. ohne Eingreifen eines Centriol statt. Wir haben in der Spindel hier geradezu ein Teilungsorgan des Kernes vor uns, in welchem sich das achromatische Gerüst in sehr deutlich differenzierte Fasern umgewandelt hat. Hier will ich mich mit dieser Bemerkung begnügen und erst in dem allgemeinen Teil, nachdem ich die Verhältnisse auch bei den anderen Arten dargestellt habe, sehen, inwieweit sich diese Tatsachen mit der Theorie von Vejdovský und Mrázek über die sich im Kerne cyclisch abspielenden Prozesse in Einklang bringen lassen.

Aus der vorhergehenden Darstellung der Entwicklung der ersten Spindel war deutlich zu ersehen, daß die Fasern, die zu deren Bildung verwendet werden, ihre Entstehung aus dem achromatischen Gerüst des Kernes sehr frühzeitig nehmen, indem sie sich von ihrer Umgebung individualisieren. Zuerst verlaufen sie nur im Kerne (Fig. 18). Sowie jedoch dieser letztere zerstört ist, kommen sie direkt ins Plasma zu liegen. Zu dieser zuerst rein nucleären Spindel gesellt sich eine große Menge rein protoplasmatischer Strahlen hinzu, wodurch erstere eine mächtige Entfaltung erlangen. Sie dringen dabei sehr weit ins Plasma hinein. An der Bildung der ersten Spindel haben sich also sowohl der Kern als auch das Protoplasma beteiligt, wodurch wir eine gemischte Strahlung bekommen, wie dies auch bei manchen Metazoen der Fall ist. In Anbetracht dessen, daß das achromatische Gerüstwerk des Protoplasma und des Kerns dasselbe Material darstellen dürften, ist der verschiedenen Herkunft der Fasern keine prinzipielle Bedeutung beizumessen.

Zu erwähnen ist noch, daß einzelne Fasern sich durch ihre be-

sondere Stärke anszeichnen; vielleicht stellen sie die primären ans dem Kern entstandenen Fasern dar nnd könnten mit der Centrodesmose Heidenhain's verglichen werden, die ebenfalls ihre Entstehung dem achromatischen Kerngerüst zn verdanken hat. Zugnnsten dieser Homologisierung spricht die große expansive Kraft, welche den beiden innewohnt.

Alle Fasern laufen direkt bis znr Spitze des Kegels hin, ein besonders differenziertes Centrosom habe ich nicht beobachten können. Es ist möglich, daß ich es übersehen habe, was mir jedoch sehr unwahrscheinlich ist. Vielmehr bin ich geneigt anzunehmen, daß es wirklich nicht existiert. Interessant ist noch die ganz oberflächliche Lage der Spindel, indem sie sich direkt an die Oberfläche des Parasiten anpreßt. Nicht minder interessant ist das Hervorspringen der Spindelspitzen über die Oberfläche des Parasiten. Ein solches Verhalten der ersten Spindel ist nns im ganzen Tierreich kaum bekannt.

Bei der Spaltnng der Spitze des einheitlichen Kegels zur Bildung der ersten Spindel werden wohl die Fasern der Länge nach gespalten. Eine einfache Teilnng durch Trennnng in zwei Bündelhälften ist kaum anzunehmen. Denn da sich dieser Teilnngsprozeß wiederholt, müßte dann bald ein Zustand eintreten, bei dem die Spindel von je einer Faser gebildet wird. Es ist zwar richtig, daß bei den späteren Kernteilnngen die Spindeln ans weit weniger Fasern bestehen als im Anfang. Immerhin sind sie aber zahlreich genng, nm eine solche Annahme in hohem Maße nnwahrscheinlich zu machen.

Bevor ich znr Darstellnng der Kernvermehrung schreite, will ich zuerst die sich am trophischen Kernteil abspielenden Veränderungen behandeln.

b) Umwandlung des Trophochromatins.

Die im folgenden zur Beschreibung kommenden Veränderungen am Caryosom, sowie das Verschwinden desselben nnd des Kerns stehen im engen Zusammenhang mit den Umwandlungen des Geschlechtschromatins. Übersichtlichkeitshalber sehe ich mich aber veranlaßt, sie getrennt darzustellen.

In der Zeit, in welcher die Sondernng des Tropho- nnd Idiochromatins stattfindet, hat das Caryosom seine größte Entfaltnng erreicht, und besitzt die in Fig. 8 gezeichnete Gestalt. Wie es scheint, hat es auch seine größte vegetative Tätigkeit erreicht. Jetzt fängt es an sich zurückzubilden, bis es schließlich völlig verschwindet.

Sein Chromatin tritt in einer so großen Menge in den Kern über, daß der letztere in der Nähe des Caryosoms förmlich von Chromatin überfüllt ist. Stellenweise sind sogar ganze Haufen zu sehen (Fig. 10). Außerdem ist der übrige Teil des Kerns so dicht mit Chromatin gesättigt, daß man seine wabige Struktur fast nicht mehr wahrnehmen kann. Von hier wandert es ins Protoplasma über; dieser Chromatinanstausch zwischen Kern und Protoplasma ist oft so bedeutend, daß sich um den Kern herum eine ziemlich breite Zone bildet, die so stark von Chromatin imprägniert ist, daß sie sich mit verschiedenen Farbstoffen sehr lebhaft färbt und mit Eisenhämatoxylin geradezu schwarz erscheint (Fig. 14). In dem Maße, wie sich diese Zone vom Kerne entfernt, wird sie immer lichter, bis schließlich normale Verhältnisse wie im übrigen Plasma eintreten.

Wie stürmisch die Tätigkeit des Caryosoms sich um diese Zeit abspielt, kann man an günstigen Präparaten sehen, wo sein Inhalt überall aus den Poren der Rindenschicht herausströmt und sich in Form von schlierenden Fäden sirupartig in die Umgebung ergießt (Fig. 11). An mit EH gefärbten Präparaten geben sich diese Fäden dadurch kund, daß sie sich gar nicht färben und infolgedessen durch ihre starke Lichtbrechung von der dunkelgrauen Umgebung scharf hervortreten. Auf mit Eosin nachgefärbten Präparaten sind diese Fäden, wie der Inhalt des Caryosoms selbst, allein rosarot gefärbt, die Umgebung ist wieder dunkelgrau. Oft bekommt man Serien, wo man an einzelnen Schnitten das auswandernde Chromatin in Form von sich basophil färbenden Körnchen sieht; bei den nachfolgenden Schnitten bilden diese Körnchen immer deutlichere Fäden bis schließlich Schnitte kommen, an welchen man nur die soeben beschriebenen schlierenden Fäden zu sehen bekommt, welche sich vollkommen acidophil verhalten, woraus zu erschließen ist, daß die letzteren in einzelne Körnchen zerfallen, indem sie gleichzeitig auch Neigung zu Chromatinfarbstoffen erlangen. In diesem Stadium ist der Kern sehr stark von Chromatin imprägniert, außerdem bekommt er infolge der großen Menge Chromatinkörnchen, die überall in ihm zerstreut sind, ein grobkörniges Aussehen (Fig. 10)

Nun bin ich, glaube ich, an den Punkt gelangt, wo ich mich mit der existierenden Meinung auseinandersetzen muß, welche besagt, daß in dem Zellkern zwei verschiedene Substanzen: Chromatin (Nuclein) und Nucleolarsubstanz (Plastin, Pyrenin usw.) streng auseinanderzuhalten sind; zwei Substanzen, welche während der Zelltätigkeit niemals eine innige Beziehung unter sich haben, welche sich wohl nur mechanisch miteinander vermengen können.

Wollen wir uns jedoch zuerst darüber klar werden, welches der Hauptcharakter ist, dem man in der Literatur die strenge Scheidung dieser zwei Kernbestandteile zu verdanken hat? Es ist vor allem die differente Neigung, welche diese zwei Substanzen gegen die verschiedenen Farbstoffe an den Tag legen. Nach Ehrlich teilt man die verschiedenen Anilinfarben auf Grund ihres chemischen Verhaltens in zwei Gruppen, in basische und saure Farben. Das Chromatin (syn. Nuclein) hat die Eigenschaft sich durch basische Farbstoffe, wie Methylgrün, Methylenblau, Bismarckbraun, ferner durch verschiedene Hämatoxyline, Boraxkarmin usw. sehr stark zu färben, wogegen das Pyrenin (syn. Plastin, Nucleolarsubstanz usw.) farblos bleibt und sich nur durch sauere Farbstoffe wie Eosin, Orange, S-Fuchsin usw. intensiv färben; daher werden diese zwei Kernbestandteile oft Basi- und Oxychromatin genannt. Es kommen ferner eine Anzahl anderer Eigenschaften in Betracht, welche diese Substanzen gegen verschiedene Reagentien zeigen. Gewöhnlich ist man der Ansicht, daß sich das Chromatin mehr oder minder gleichmäßig im Kern ausgebreitet vorfindet, oder während der Teilung der Zelle in wohldifferenzierte Schleifen (Chromosomen) ordnet. Sehr oft — wenn nicht immer — ballt sich während der funktionellen Tätigkeit der Zelle ein großer Teil desselben zu größeren Körpern zusammen, die man als Nucleolen bezeichnet. Da neben diesen, sich durch basische Farbstoffe tingierenden Kugeln auch solche vorkommen, welche sich nur durch saure Farbstoffe färben, unterschied man zweierlei Nucleolen: Chromatinnucleolen und plasmatische Nucleolen, ohne daß man sich jedoch über die Bedeutung der letzteren eine klare Vorstellung machen konnte. Nun kam Hertwig (1898, 1902) auf Grund seiner reichen Erfahrungen bei Protozoen zu einer abweichenden Auffassung. Danach stellt die Nucleolarsubstanz die Grundlage (die Kittsubstanz) dar, worauf das Chromatin ausgebreitet oder eingelagert ist. Wenn sich diese für gewöhnlich im Kerne verteilte Substanz von Chromatin + Plastin (Pyrenin-Nucleolarsubstanz) zu größeren Körpern zusammenzieht, entstehen die Nucleolen. Wenn in letzteren das Chromatin in einer sehr großen Menge suspendiert ist und die Nucleolarsubstanz verdeckt wird, so entstehen die sogenannten Chromatinnucleolen; sowie aber das Chromatin aus den Nucleolen vollkommen auswandert, kommen die sogenannten plasmatischen oder Plastinnucleolen zustande; da alle Übergänge vorkommen können, in welchen das Chromatin in verschiedener Menge in der Kittsubstanz (Plastin, Nucleolarsubstanz usw.) suspendiert sein kann, so fällt die scharfe Unterscheidung dieser zweierlei

Nucleolen weg. Bei einem Überschuß von Nucleolarsnbstanz kommen die rein plasmatischen Nucleolen znstande.

Nach dieser Vorstellung fehlt zwar die Unterscheidung von zweierlei Nncleolen, die Existenz von zweierlei Substanzen — Chromatin nnd Pyrenin (Nncleolarsubstanz) — welche eine streng selbständige Existenz nebeneinander führen, bleibt jedoch bestehen. Der letzteren kommt eine organisatorische Bedeutung zu, d. h. sie verbindet sozusagen mechanisch die einzelnen Chromatinpartikelchen zu morphologisch wohl bestimmten Körpern des Kerns; dieser Snbstanz verdanken die Chromosomen ihre Bildung.

Auf Grund der überall und fast immer im Tier- und Pflanzenreich existierenden scharfen Differenz in der Färbung dieser zwei Substanzen hat man natürlich beim Fehlen jeden Überganges zu der Vorstellung kommen müssen, daß in dem Kern zwei Bestandteile vorkommen, welche nebeneinander eine selbständige Existenz führen.

Ans den oben beschriebenen Erscheinungen, die sich am Caryosom während der starken vegetativen Tätigkeit der Zelle abspielen, haben wir jedoch die Tatsache gewonnen, daß ans demselben in kolossaler Menge eine Substanz ausströmt, welche sich zuerst wie sein Inhalt acidophil färbt; es handelt sich also hier um Nucleolarsnbstanz, welche bald daranf jedoch, sowie sie sich etwas vom Caryosom entfernt hat und teilweise in einzelne Stückchen zerfallen ist, die Eigenschaft annimmt, sich basisch zu färben. Infolgedessen müssen wir hier vom Chromatin sprechen. Dabei spielt sich dieser Umwandlungsprozeß so unmittelbar ab, daß man kaum berechtigt ist, einen Zweifel über das Beobachtete aufkommen zu lassen. Wir werden weiter bei der Kernteilung der männlichen Parasiten einiger Arten neue Belege für die Umwandlung von Nucleolarsnbstanz in Chromatin nnd umgekehrt erbringen.

Offenbar sind nns in dem Chromatin und dem Pyrenin (Plastin, Nncleolarsubstanz nsw.) zwei Körper gegeben, welche vielleicht die gleiche prozentische und elementare Zusammensetzung besitzen, nur daß sie sich durch die verschiedene Anordnung der das Molekul zusammensetzenden Atome unterscheiden. Solche Verbindungen sind ja gerade aus der organischen Chemie aus den Kohlenstoffverbindungen bekannt nnd werden als isomer bezeichnet. Oder diese zwei Substanzen stehen in polymerer Beziehung zueinander, d. h. sie unterscheiden sich nur durch ihre Molekulargröße. Für eine dieser zwei Anffassungen spricht gerade der Umstand, daß das Färbnngsvermögen der Substanz sich geradezu plötzlich verändert. Dieser Umstand spricht wenigstens dafür, daß, wenn überhaupt ein Unter-

schied in der chemischen Zusammensetzung dieser Körper (zwischen Chromatin und Nucleolarsubstanz) existiert, er nicht groß sein kann. Auf alle Fälle glaube ich den Beweis erbracht zu haben, daß zwischen Chromatin und Plastin (Nucleolarsubstanz) keine Grenze zn ziehen ist; daß sie Umwandlungsprodukte eines und desselben Körpers darstellen.

Oben habe ich im Gegensatz zu der herrschenden Meinnng, daß die Nucleolen auf Kosten ihrer Umgebnng wachsen, die Auffassung entwickelt, daß sich in ihnen die Substanz bildet, welche sowohl der Kern als anch das Protoplasma für ihren Hanshalt notwendig haben. Gewöhnlich sind in der Nähe der Nncleolen Chromatinkörnchen zu sehen, von denen angenommen wird, daß sie sich mit den Nucleolen zu deren Vergrößerung vereinigen. Eine solche Deutnng ist hier absolut ausgeschlossen, vielmehr sind wir zu der Annahme gezwungen, daß diese Körnchen, die eben aus dem Caryosom (Nucleolus) answandernde Substanz darstellen. Insbesondere sind wir durch die aus demselben austretenden Fäden (Fig. 11) zu dieser Annahme gezwungen. Wir haben ferner gesehen, daß diese Chromatinanswanderung bereits in den allerjüngsten Stadien, unmittelbar nach der Bildung des Caryosoms, beginnt. Es ist daher alles Chromatin, das der riesige Kern der erwachsenen Parasiten in sich beherbergt, sowie das in das Protoplasma während des Wachstums des Parasiten ausgewanderte, das Resultat der alleinigen Tätigkeit des Caryosoms.

Offenbar fällt den Nucleolen aller Tier- und Pflanzenkerne dieselbe Rolle zu, nnr daß nicht überall die produktive Tätigkeit derselben so stürmisch vor sich geht wie hier, daß ferner das Chromatin meistens im gelösten Zustande und viel langsamer die Nucleolen verläßt. Infolgedessen hat man diese Erscheinnng noch nicht beobachtet, oder dort, wo sie wahrgenommen worden ist, unzutreffend gedeutet.

Hervorzuheben ist noch, daß die Chromatinkörnchen sehr oft nicht allein durch eine vollkommene Auflösung verschwinden, sondern nach und nach verblassen, infolgedessen wird ihre Wahrnehmung immer schwieriger. An der Kernperipherie sind in den meisten Fällen so verblaßte Körnchen in einer großen Menge angehäuft und wandern wahrscheinlich in diesem Zustande aus, da man in der Regel solche Körnchen von derselben Größe und von einem ähnlichen Aussehen in Hinsicht auf ihre Färbung ganz in der Nähe des Kerns im Protoplasma selbst sieht, welche sich ihrerseits wahrscheinlich weiter in Reservenahrung umwandeln.

Nach dieser Exkursion kehren wir wieder zur Darstellung der weiteren Umwandlnngen im Kerne zurück. Das früher beschriebene Stadinm (Fig. 8) dürfte auch die stärkste fnnktionelle Entfaltung des Caryosom darstellen, was man nach der answandernden Chromatinmenge sowie nach seiner beträchtlichen Größe nnd seiner Struktur wohl schließen kann. Bald daranf beginnt sich ein Rückgang bemerkbar zu machen, der nicht etwa darin besteht, daß jetzt die Intensität der Chromatinauswanderung nachläßt, sondern daß das Caryosom an Größe rasch abzunehmen beginnt. Infolge dieser enormen Chromatinauswanderung wird das Caryosom nämlich immer schmächtiger. Es lösen sich ständig einzelne Stücke von ibm los, die weiter in kleine Chromatinkörnchen zerfallen (Fig. 14a, 16), andererseits wird es immer dünner, bis schließlich ganz unbedeutende Stücke von ihm übrig bleiben (Fig. 15), die schließlich in große nnd kleine Chromatinbrocken zerfallen, welche direkt in das Protoplasma ausgestoßen werden, wo sie ihre Anflösungs- und Umwandlungsprozesse weiter fortsetzen.

Bei seiner Anflösung treibt manchmal das Caryosom von seiner Rindenschicht feine Answüchse, welche nach allen Richtungen verlaufen. In den extremen Fällen bilden diese Chromatinauswüchse ein Geflecht, dessen einzelne Balken meistens frei vorragen und ihren Zerfallszustand dadurch kundgeben, daß ibre Enden aus einzelnen Körnchen bestehen. Dnrch Querbalken anastomosieren sie miteinander. Die Textfigur A 1 stellt einen solchen extremen Fall dar, wo man von dem Caryosom fast nichts mehr sehen kann. Dnrch die vielen Übergänge ist jedoch kein Zweifel daran zu hegen, daß dieses Geflecbt dem Caryosom seine Entstehung zu verdanken hat. Hier möchte ich auf die ähnlichen Bilder von Carnoy und Lebrun (1897) anfmerksam machen nnd die beiden Erscheinungen in Hinsicht auf ihre Funktion direkt miteinander vergleichen. In den beiden Fällen dürfte es sich nm am trophischen Chromatin abspielende Erscheinnngen handeln, welche dort wie hier bei der *Aggregata* mit dem Geschlechtschromatin direkt nichts Gemeinsames haben. Das Endresultat dieser Erscheinung ist die vollkommene Auflösung des Caryosoms.

Nachdem das Caryosom in Trümmern zerfallen ist, werden die meisten der letzteren ins Protoplasma ausgestoßen. Einige bleiben im Kerne, wo sie einer allmählichen Auflösung anheimfallen. Es bleibt im Kerne nur Chromatin in Form von kleinen Körnchen oder in gelöstem Zustande. Dasselbe zeigt noch vor dem letzten Auflösungsstadinm des Caryosoms die Tendenz, sich anf der inneren

Seite des Kerns, unmittelbar an der Kerngrenze, an einer bestimmten Stelle zu verdichten. Dadurch entsteht eine starke Anhäufung von Chromatinkörnchen sowie von gelöstem Chromatin, welche sich durch ihre bedeutende Färbbarkeit auszeichnet und bereits mit schwacher Vergrößerung in die Augen springt (Fig. A). Von hier aus findet, wie es mir den Eindruck macht, eine lebhaftere Auswanderung des Chromatins ins Protoplasma als an der übrigen Kernoberfläche statt.

Bald wölbt sich diese Chromatinverdichtung etwas über die Oberfläche des Kerns und bildet ein stumpfes Höckerchen. Letzteres tritt immer stärker über die Oberfläche hervor, bis schließlich die ganze Verdichtung ins Protoplasma zu liegen kommt. Mit dem Kern ist sie noch durch eine schwache Brücke verbunden. Letztere reißt jedoch bald ab, wodurch die ganze chromatische Verdichtung ins Protoplasma zu liegen kommt, wo sie bald verschwindet, da sich ihr Chromatin überall ins Protoplasma zerstreut.

Gleichzeitig damit beginnt die Zerstörung des übrigen Kerns. Schmale Protoplasmapartien dringen in denselben mehr oder minder tief hinein, umgreifen einzelne Kernpartien und trennen sie von der Hauptmasse ab. Letztere geraten in das Protoplasma hinein, wo sie bald verschwinden. Ein sehr anschauliches Bild stellt Fig. 18 dar, wo der Kern halb angefressen ist. In den Rest dringen schmale Protoplasmastreifen weit hinein. Links hat sich das Plasma einer ansehnlichen Kernpartie bemächtigt, die nur noch mit einer schmalen Brücke mit der Hauptmasse in Verbindung steht. Wie ein Quarzkrystall in der Anflösungsflüssigkeit, wird der Kern von allen Seiten angefressen; einzelne Teile werden abgeschnürt, bis er schließlich vollkommen zerstört ist. Der Kernrest wird meistens von der Spindel weggedrängt, indem sich wahrscheinlich eine Protoplasmapartie zwischen die beiden Gebilde einschiebt. Sehr oft sieht man nämlich die Spindel vollkommen frei, dicht unter der Oberfläche des Parasiten und ziemlich weit davon im Plasma den letzten Rest des Kerns, der seine Selbständigkeit noch kurze Zeit bewahrt. In Fig. 19 ist die Spindel vollkommen frei, etwas weiter rechts ist der letzte Kernrest weggedrängt, jedoch nicht mehr in die Zeichnung aufgenommen.

Es ist interessant, die Umwandlung des Kerns im Protoplasma zu verfolgen. Während der Wachstumsperiode des Parasiten unterscheidet sich der Kern vom übrigen Protoplasma nur dadurch, daß seine Waben etwas enger sind; insbesondere verfeinert sich die Wabenstruktur an seiner Oberfläche. Da ferner die weiten Maschen des Protoplasma auf einmal anfangen, kommt die Kerngrenze zu-

stande. Diese verschiedene Struktur ist, wie es scheint, die Folge der verschiedenen Spannung. Während der ganzen Entwicklung zeigt die Grundmasse des Kerns, genau wie die innere Partie des Caryosoms, eine ausgesprochene Neigung zu den sauren Farbstoffen. Mit verwandten Farbstoffen färbt sich die Grundmasse des Kerns rosarot. Auf Präparaten, die mit Kernfarbstoffen behandelt sind, bleibt sie farblos, nur die darin zerstreuten Chromatinkörnchen und die Rindenschicht des Caryosoms sind stark gefärbt. Hingegen ist das Protoplasma infolge der großen Ablagerung des noch nicht zu Reservestoffen umgewandelten Chromatins für gewöhnlich gegen Chromatinfarbstoffe sehr elektiv (empfindlich). Im übrigen ist der Kern in der stärksten vegetativen Tätigkeit genau so von gröberen Chromatinkörnern gefüllt wie das Protoplasma, daher auch sein grobkörniges Aussehen (Fig. 10, 11).

Am Ende der vegetativen Periode erreicht die Ablagerung von gröberen Chromatinkörperchen im Kern ihre größte Stärke, was zur Folge hat, daß die Eosinfärbung des letzteren bedeutend in den Hintergrund gedrängt wird. Das ist der erste Schritt zur Ausgleichung des Unterschiedes von Kern und Protoplasma. Sowie die Zerstörung des ersteren beginnt, werden, wie bereits dargestellt, größere und kleinere Kernstücke von der Hauptmasse abgetrennt. Sobald sich das Protoplasma derselben bemächtigt hat, fängt eine Veränderung in ihrer Struktur an, indem ihre Maschen dieselbe Breite wie die des Plasmas annehmen; da andererseits diese losgerissenen Kernstücke ein ebenso grobkörniges Aussehen anfweisen wie das Plasma, so stechen sie von ihrer Umgebung nur durch ihre schwach schmutzig-rosa Färbung ab, die jedoch bald verschwindet, wodurch auch der letzte Unterschied fällt. Es ist leicht möglich, daß sich der Kernsaft allmählich mit dem Protoplasma vermischt, und so der Unterschied zum Verschwinden gebracht wird.

Nach der Zerstörung des Kerns liegt die erste Spindel vollkommen frei im Protoplasma. Es drängt sich geradezu unwillkürein Vergleich mit den Metazoeneiern auf, wo ebenfalls der große Kern vollkommen zugrunde geht. Es bleibt von ihm nur eine minimale Chromatinmenge, die zur Bildung der Chromosomen der ersten Spindel verwendet wird. Den näheren Vergleich will ich jedoch bei der allgemeinen Besprechung durchführen.

c) Kernvermehrung.

Nachdem wir die Auflösung des Caryosoms und des ganzen Kerns ausführlich dargestellt haben, wollen wir jetzt die Kern-

teilungen näher verfolgen. Die Bildung der ersten Spindel haben wir in dem Kapitel über die Veränderungen des Geschlechtschromatin gesehen.

Zur ersten Kernteilung spalten sich die Spindelfasern sowie auch die Chromosomen der Länge nach. Dadurch entstehen die Chromosomen der Tochterkerne, die alsbald zu den Spindelspitzen hinwandern, jedoch in einer ziemlichen Entfernung davon stehen bleiben, wo sie sich mit den nach außen zugekehrten Enden ringförmig ordnen. Gleichzeitig nehmen sie eine lange stäbchen- bis faserförmige Gestalt an. Zu einer vollständigen Spaltung der Chromosomen kommt es jedoch vorderhand nicht, da sie mit ihren inneren Enden in Berührung bleiben. Beide Tochterkerne liegen direkt im Protoplasma. Sowie die Tochterchromosomen ihre Wanderung zu den Spindelspitzen antreten, findet bereits die Vorbereitung zur nächstfolgenden Teilung statt. Die äußeren Enden der Chromosomen nehmen bedeutend an Stärke zu, so daß sie wieder die ursprüngliche Dicke wie vor der ersten Teilung erlangen. Die Kegelspitze der achromatischen Fasern verdoppelt sich. Die neu entstandenen Tochterspitzen rücken auseinander und geben zugleich den Anstoß zur Spaltung der achromatischen Fasern. Inzwischen hat sich ein leichter Strich in der Mitte der Chromosomen bemerkbar gemacht, der ihrer Länge nach verläuft. Dies ist ein Ausdruck ihrer Spaltung. Jetzt beginnt wieder ein Auseinanderrücken der gespaltenen Chromosomen, indem die beiden Chromosomenhälften den auseinanderweichenden Schenkeln der Spindel folgend, sich mit ihren Spitzen voneinander entfernen. Mit ihren Hinterenden laufen sie jedoch zusammen und bilden auch weiter einheitliche Fasern. Da die vollkommene Spaltung der Chromosomen auch der ersten Spindel noch nicht vollzogen ist, laufen die beiden Schwesterspindeln zu gemeinsamen Chromatinschleifen zusammen, welche jedoch schon eine deutliche Spaltungslinie zeigen, ja sogar oft etwas auseinanderweichen; nur daß sie noch miteinander locker verwickelt sind. Die Chromosomen verhalten sich wie ein Strick, dessen Bestandteile an dem einen Ende aufgefasert sind, während das andere noch torquiert ist. Nur wachsen bei den Chromosomen die bereits gespaltenen und auseinandergewichenen Enden bald zu ihrer ursprünglichen Stärke heran und der Spaltungsprozeß wiederholt sich bei jeder neuen Spindelbildung. Die Spindelbildung und Teilung geht, wie es scheint, sehr rasch vor sich, da sich bald die ganze Oberfläche des Parasiten mit Kegeln bedeckt, die die Spitzen vieler Spindeln darstellen. Da bei der Unvollständigkeit der Spaltung alle Chromosomen miteinander in Ver-

bindung stehen, wird an der Oberfläche des Parasiten ein ganzes Netzwerk von Chromosomen gebildet. Fig. 21 stellt einen Schnitt dar von einem Tier, dessen Kernteilung ziemlich vorgeschritten ist. Die Kerne sind verschieden getroffen; beim Verfolgen der Schnittserie kann man jedoch ersehen, wie sie alle miteinander in Verbindung stehen, indem von Stelle zu Stelle die Chromosomen eines Kerns (Spindel) mit den Chromosomen eines anderen zusammenlaufen.

Noch um die erste Spindel differenziert sich, sowie die gespaltenen Enden der ersten Chromosomen ziemlich auseinandergewichen sind, eine lichtere, körnchenfreie Zone, die sehr scharf von dem körnigen Protoplasma abgegrenzt ist. Das ist wohl die Neubildung des Kernes. Es ist zu konstatieren, daß außer den Chromosomen keine anderen Chromatinbestandteile wahrzunehmen sind. Bei der weiteren Teilung behält der Kern seine Individualität, indem er den Chromosomen folgend, sich spaltet. Die freien Enden ziehen sich dabei auseinander, mit dem anderen Ende bleiben sie in gemeinsamer Verbindung. Dadurch tritt uns der Kern in den vorgeschrittenen Stadien als ein ganzes System von verzweigten Kanälen entgegen, die überall unter der Oberfläche des Parasiten verlaufen. In diesen Kanälen befinden sich die Chromosen.

Es ist selbstverständlich, daß in den weiter vorgeschrittenen Stadien die ältesten Verbindungen doch durchreißen.

Sowie die Kerngrenze sich gebildet hat, sind die Spitzen d. h. die Centrosomen der sich teilenden Spindeln immer dicht derselben angelagert; von da aus gehen Strahlungen mehr oder minder weit ins Protoplasma hinein; bemerkenswert ist dabei, daß im Kerne selbst keine Strahlung zu konstatieren ist. Allerdings ist auch zu betonen, daß darin keine wabige Struktur zu sehen ist, infolgedessen ist auch keine Strahlung bei der Kernteilung zu erwarten, da nach manchen Autoren dieselbe durch eine Umordnung der wabigen Struktur hervorgerufen wird.

Mit der sukzessiven Kernteilung fängt die Oberfläche des Parasiten an, sich nach innen zu falten. Je mehr Kerne gebildet werden, desto tiefer und zahlreicher werden die Einfaltungen, so daß wir schließlich einen stark zerklüfteten Körper erhalten, der sich in nichts von demjenigen der Gregarinen unterscheidet. Auf Schnitten stellt das Protoplasma meistens schmale Streifen dar, deren Ränder dicht von Kernen besetzt sind, welche mit ihren Spitzen genau so nach außen hervorragen, wie bei den Gregarinen. Nach außen sind sie von einer schmalen Plasmaschicht umhüllt, nach innen sitzen sie mit einer breiten Basis auf dem übrigen Protoplasmakörper auf.

Der Kern ist von birnförmiger Gestalt, mit dem spitzen Ende nach außen gekehrt. Im Laufe der Kernvermehrung erleidet die Kernteilung insofern eine Veränderung, als die Spindelbildung immer undeutlicher wird; die Protoplasmastrahlung wird immer schwächer, bis sie schließlich vollkommen verschwindet. Die Chromosomen bewahren jedoch sehr scharf ihre Individualität. Wie im Anfang werden sie noch immer bei der Kernteilung ihrer Länge nach gespalten; leider ist die Zählung so unsicher wie im Anfang. Deswegen konnte ich nicht feststellen, ob nicht bei der letzten oder vorletzten zur Bildung der Sporoblastenkerne führenden Teilung auch eine Reduktion ihrer Zahl stattfindet.

Nach ihrer Bildung liegen die definitiven Kerne sehr dicht nebeneinander an der Oberfläche der Falten; da die letzteren dünn sind, stellen sie auf Schnitten schmale Streifen dar, deren Ränder von je einer Reihe ziemlich dicht gedrängter Kerne eingenommen ist, welche letztere von einer verhältnismäßig schmalen Protoplasmaschicht getrennt sind (Fig. B). Das Protoplasma zwischen den beiden Kernreihen ist meist ziemlich weitmaschig, nach der Peripherie zu verengern sich jedoch die Waben.

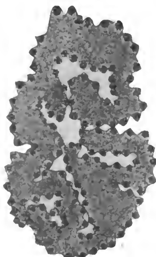


Fig. B. *Aggregata légeri.* Der stark gefaltete Körper vor der Ablösung des Sporoblasten. 300 : 1.

Diese Kerne werden samt einer Protoplasmapartie abgeschnürt und stellen die Sporoblasten (Macrogameten) dar. Dadurch wird alles Protoplasma verbraucht, so daß kein Restkörper übrig bleibt. In dieser Hinsicht unterscheidet sich die *Aggregata* von den Gregarinen, wo in allen bis jetzt genauer untersuchten Fällen ein ansehnlicher Restkörper übrig bleibt. Hingegen stimmen sie mit manchen Coccidien überein, bei welchen ebenfalls alles Portoplasma zur Bildung der Sporocysten verwendet wird.

Die frisch abgeschnürten Sporoblasten (Macrogameten) haben eine birnförmige Gestalt, die sie jedoch bald mit einer kugeligen vertauschen.

Eine sehr beachtenswerte Erscheinung bei diesem zur Sporoblastenbildung führenden Prozesse ist die Auflösung des Riesenkerns und die Bildung der ersten Spindel aus einem verschwindend

kleinen Teil des Chromatins. Durch die sukzesive Teilung dieser ersten Spindel werden die Kerne der Sporoblasten gebildet, welche nach meiner Berechnung zusammen ungefähr dieselbe Menge von Chromatin bilden wie der aufgelöste. Wie aus dem folgenden ersehen wird, wiederholt sich diese Erscheinung bei den weiblichen Parasiten aller Arten, deswegen will ich auf seine Bedeutung erst am Schlusse der Darstellung eingehen.

C. Reifungserscheinungen bei den männlichen Parasiten.

Da bei den männlichen Parasiten, wie bereits erwähnt, ebenfalls Reservestoffe zur Ablagerung kommen, wie bei den weiblichen, ist die Unterscheidung beider Geschlechter nach diesem Merkmale nicht durchführbar. Ein morphologisch erkennbarer Unterschied zeigt sich erst mit dem Beginn der Reifungsprozesse.

Gegen das Ende der Wachstumsperiode des Parasiten ist die funktionelle Tätigkeit des Caryosoms bei weitem nicht so üppig wie bei den weiblichen Parasiten, infolgedessen kommt es auch nicht zu einer so reichen Chromatinproduktion; daher bleibt der Kern sehr chromatinarm und infolgedessen schwach färbbar. Seine Struktur ist sehr feinwabig. Zur Teilung rückt er ebenfalls wie bei dem weiblichen Parasiten zur Oberfläche.

An der äußeren Seite des Kerns findet eine Ansammlung von Chromatin statt, das sich in deutliche Reihen ordnet und wie bei den weiblichen Parasiten der verschiedenen Arten, chromosomenähnlich aussieht; diese Chromatinschleifen laufen in einen Punkt zur Oberfläche des Parasiten zusammen, d. h. zur Stelle, wo der Kern mit der Parasitenoberfläche in Berührung gekommen ist. Die Kernteilung wird dadurch eingeleitet, daß sich die Spitze der zusammenlaufenden Chromosomen teilt, wodurch zwei neue Centren entstehen, welche alsbald auseinander zu rücken beginnen. Mit der Teilung dieses Punktes werden, wie es scheint, auch die Spitzen der inzwischen bedeutend dicker gewordenen Chromosomen gespalten und alle Chromosomenhälften laufen zu je einem der beiden entstandenen Punkte hin. In dem Maße, wie sich diese Punkte, die ich mit dem allgemeinen Ausdruck Teilungscentren bezeichnen will, voneinander entfernen, schreitet die Spaltung der Chromosomen zu ihren entgegengesetzten Enden hin, wodurch sozusagen eine Teilungsspindel entsteht, deren Strahlen (Fasern) von den Chromosomen selbst gebildet wird. Bald darauf teilen sich die beiden Centrosomen ihrerseits und rufen die Spaltung der zu ihnen zusammenlaufenden Chromosomen hervor,

wodurch zwei neue Spindeln entstehen, welche in Zusammenhang miteinander stehen durch die Hinterenden ihrer die erste Spindel darstellenden Chromosomen. Es ist hervorzuheben, daß die gespaltenen Enden der Chromosomen bald zu ihrer ursprünglichen Dicke heranwachsen. In günstigen Präparaten nimmt man ferner einen hellen ihrer Länge nach verlaufenden Strich wahr, welcher auf eine Spaltung derselben hindeutet und als Vorbereitung zur unmittelbar folgenden nächsten Teilung angesehen werden kann. Dadurch entstehen rasch viele Spindeln, die sich im Kerne verteilen und immer mehr Teilungszentren dort bilden, wo letzterer in Berührung mit der Oberfläche kommt (Fig. 21).

Hand in Hand mit diesen Spaltungen der Chromosomen findet eine Teilung des Caryosoms und des Kerns selbst statt. Noch bei der Bildung der ersten Spindel nähert sich das Caryosom derselben und stellt sich in eine parallele Richtung mit ihr, so daß seine Enden ziemlich in die Mitte der alsbald zur Bildung kommenden Tochterspindel zu liegen kommen und zu sprossen beginnen, indem sie stumpfe Auswüchse in die Richtung der Spindelpole treiben. Diese Auswüchse schnüren sich auch sehr bald ab, wodurch neue an Größe variierende Caryosomen oder, wenn man will, Nucleolen entstehen, welche im Bereich ihrer Spindel bleiben, bei der nächsten Teilung treiben dieselben ihrerseits neue Sprosse und auf diese Weise tragen sie Sorge, daß jede neue Spindel einen Nucleolen bekommt. Sehr oft zerfällt auch das große Caryosom noch bei den Anfangsteilungen in zwei Stücke, indem es ziemlich in seiner Mitte eine Einschnürung bekommt, welcher immer tiefer eindringt, bis schließlich die Teilung durchgeführt wird (Fig. 21).

Andererseits findet langsam der Zerfall des ganzen Kerns statt. Zuerst kommt derselbe, wie bereits erwähnt, an einer Stelle mit der Oberfläche in Berührung. Durch die Bildung der ersten Spindel teilt sich diese Stelle in zwei, welche mit den Spindelspitzen sich voneinander entfernen; zwischen dieselbe schiebt sich eine Protoplasmapartie, welche immer stärker wird und eine ständig größer werdende Einbuchtung im Kern hervorruft; da nach jeder Spindelbildung sich eine solche Einbuchtung im Kerne bildet, wird die Einteilung des letzteren in viele größere und kleinere Partien hervorgerufen, welche im Anfang durch breite Brücken miteinander in Verbindung stehen; später jedoch findet ihre vollkommene Trennung statt, indem die einzelnen Verbindungen durchreißen. Die freigewordenen Kernpartien teilen sich ihrerseits ganz auf dieselbe Weise weiter bis die definitiven Kerne gebildet werden.

Bei den Anfangsteilungen färben sich die Chromosomen durch Chromatinfarbstoffe nur sehr schwach, vielleicht sind die verschwommenen Umrisse auf diesen Umstand zurückzuführen. Bei den späteren Teilungen gewinnen sie immer mehr an Färbbarkeit, wodnrch sie wieder schärfer aus ihrer Umgebnng hervortreten. Auch jetzt besteht jedes Chromosom ans einzelnen Chromatinkörnchen (Microsomen), welche dnrch eine sich schwach färbende Kittsubstanz (Nncleolarsubstanz, Plastin) miteinander verbunden werden.

Die einzelnen Caryosomstücke färben sich sehr blaß. In den vorgeschrittenen Stadien der Kernteilung sind sie gleichmäßig und blaß gefärbt, nnr der Rand ist stärker tingiert (Fig. 22). Welche Bedentnng kommt nnn dem Caryosom während der Kernteilung zu? Zweifelsohne dient es zur Ernährnng der sich vermehrenden Geschlechtssubstanz, die uns in den Chromosomen gegeben ist; zu diesem Zwecke schnüren sich kleine Chromatinkügelchen von ihm ab, welche sich zwischen die Chromosomen verteilen, sich weiter anflösen nnd so die Nahrnng für dieselben liefern. Dabei ist darauf anfmerksam zu machen, daß die Teilchen, welche sich vom Caryosom abschnüren, auf einmal sich mit Chromatinfarbstoffen sehr stark zu färben anfangen (Fig. 21). Dieselbe Neigung zu den Farbstoffen behalten sie anch, wenn sie freigeworden sind und sich überall im Kern verteilt haben. Ob diese Veränderung in der Färbbarkeit des Chromatins mit einer Veränderung seiner chemischen Zusammensetzung verbnnden ist, wage ich kaum zu entscheiden. Immerhin aber spricht diese Erscheinung zugunsten meiner Ansicht, daß nämlich das Chromatin im Leben der Zelle eine Reihe von Umwandlnngen durchmacht, welche sich durch die zutage tretenden Veränderungen in seinem Färbungsvermögen kundgeben und einmal rein chromatische oder basophile Färbung, ein anderes Mal reine nucleolare oder acidophile Färbnng hervorrufen. Um dem Einwand von vornherein zn begegnen, daß gerade nur das in dem Nncleolus (Caryosom) enthaltene Chromatin auswandert, will ich hier gleich hinzufügen, daß die Nncleolen bis zn ihrem letzten Verbrauch sehr blaß aussehen, die Chromatinkörnchen, welche während der ganzen Zeit sich lostrennen, färben sich aber immer sehr stark, so daß die ganze sich blaßfärbende Substanz des Nucleolus sich in eine intensiv färbende umwandelt.

Ich bin dabei der Ansicht, daß die Nucleolen nicht allein durch die Abgabe der Substanz, welche in ihnen enthalten ist, an der Ernährung des Geschlechtschromatins sich beteiligen, sondern daß sie während der ganzen Zeit neues Chromatin bilden, indem sie für

diesen Zweck die im Protoplasma aufgespeicherten Reservestoffe in Chromatin umarbeiten. Für diesen Prozeß spielt der Kern, in den das Geschlechtschromatin eingebettet ist, sicherlich eine vermittelnde Rolle.

Durch diese Bildung der Spermatidenkerne werden wir lebhaft an die Kernvermehrung der weiblichen *Aggregata*, z. B. *A. legeri* erinnert, wo ebenfalls das Geschlechtschromatin uns in Form einer bestimmten Anzahl von Chromosomen entgegentritt, welche sich an der Bildung der ersten Spindel beteiligen. Der Unterschied besteht jedoch darin, daß dort der Nucleolus (Caryosom) und der riesige Kern vollkommen zerstört wird und die erste Spindel direkt ins Protoplasma zu liegen kommt. Hier aber bleibt der ganze Kern samt Caryosom erhalten, um bei der Vermehrung des Geschlechtschromatins als Nahrung verwendet zu werden. Hier haben wir es also mit einer speziellen Anpassung zu tun, welche der Vermehrung des Geschlechtschromatins sehr zugute kommt, indem ihm dadurch sehr rasch die nötige Nahrung herbeigeschafft wird.

In diesem Falle sehen wir auf das deutlichste, wie der Kern während der funktionellen, die günstigen Nahrungsbedingungen herbeischaffenden Tätigkeit sehr stark anwächst; sein Geschlechtschromatin beteiligt sich jedoch nicht an den Lebensprozessen. Sowie die nötigen günstigen Bedingungen geschaffen sind, tritt es jedoch rasch in Tätigkeit und arbeitet den enorm herangewachsenen das Trophochromatin darstellenden Kern in Geschlechtschromatin um, indem es ihn als Nahrung für sich verwendet.

Hinzufügen will ich noch, daß eine ganz schwache von den Spindelspitzen ausgehende Strahlung hier und da im Protoplasma deutlich zu sehen ist.

Hier anschließend gebe ich in Fig. B 1, ein Stadium des männlichen Parasiten einer anderen Art, welche ich *Aggregata stellata* benennen will. Andere Stadien habe ich leider nicht zu Gesicht bekommen; trotzdem führe ich sie wegen ihrer interessanten Chromatinverhältnisse an. Die Kernteilung ist bereits eingeleitet, indem für diesen Zweck der Kern mehrere schmale pseudopodienähnliche bis zur Oberfläche hinreichende Auswüchse gebildet hat.

Das Caryosom ist nicht mehr zu sehen, es ist sicherlich zerfallen. Dafür sind aber kleinere Chromatinkörnchen in einer sehr großen Menge vorhanden, die überall im Kern verteilt sind. Wir sehen außerdem eine große Menge von längeren und kürzeren Chromatinfäden, welche aus lauter einzelnen Körnchen bestehen. Diese

Fäden laufen wirr durcheinander in alle Richtungen des Kernes. Allerdings haben sie sich in der Weise mehr in seinem Innern verdichtet, daß an seiner Oberfläche eine ziemlich breite Partie entstanden ist, in welcher man kein geformtes Chromatin wahrnimmt. Die Chromatinfasern ziehen sich auch in die Kernauswüchse oft bis zur Oberfläche des Parasiten hin.

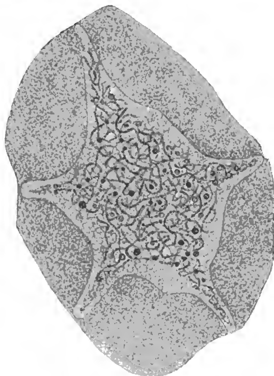


Fig. B1. *Aggregata stellata.* Anfang der Kernteilung. ♂ 800 : 1.

Nun glaube ich diese Chromatinfäden als Chromosomen deuten zu können, welche das Geschlechtschromatin darstellen. Ihre Entstehung stelle ich mir folgendermaßen vor. Zur Kernteilung findet der Zerfall des Caryosoms in viele kleine Körnchen statt, von welcher der größte Teil vollkommen aufgelöst wird. Dadurch wird das Substrat, der günstige Boden geliefert, auf welchem das Geschlechtschromatin sich rasch zu vermehren beginnt, ohne daß dabei eine Kernteilung stattfände. Es findet sozusagen eine Wucherung des Geschlechtschromatins

statt. Erst nachdem das letztere sich genügend vermehrt hat, beginnt die Kernteilnng d. h. die Teilung des Geschlechtschromatins, da jetzt der Kern nur aus Geschlechtschromatin besteht. Sicherlich führen die psendopodienähnlichen Auswüchse des Kernes die Teilung des letzteren und schließlich die Bildung der Spermatidenkerne herbei.

Das in Fig. B 2 dargestellte Stadium gehört möglicherweise zu derselben Art; viel wahrscheinlicher ist jedoch, daß wir es hier mit einem Repräsentanten einer anderen Art zn tnn haben. Das ganze

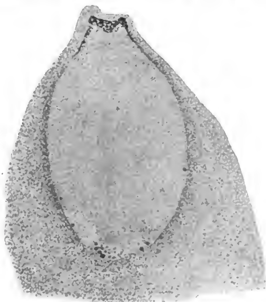


Fig. B 2. *Aggregata sp.?*
Der ovale Kern zur Oberfläche gerückt; Beginn der Kernteilung.

Tier ist länglich oval, von derselben Gestalt ist auch der zu dem einen Pol hinwandernde Kern. Das Caryosom ist vollkommen aufgelöst nnd das Innere des Kernes ist sehr fein grannliert, acidophil; die Wabenstruktur vollkommen verdeckt. Das Plasma um den Kern herum ist etwas stärker färbbar, was darauf hindeutet, daß ein lebhafter Austritt von Chromatin aus dem Kern stattfindet. Am äußeren Ende des Kernes ist eine stärkere Ansammlung von sich stärker färbendem Chromatin, welches ich als das Geschlechtschromatin deute. Die Teilung ist bereits eingeleitet, da letzt-

erwähntes Chromatin in zwei Centren ausläuft; es ist gerade die erste Spindel gebildet und die beiden Ausbuchtungen stellen die Spitzen (Pole) letzterer dar. Sicherlich findet eine rasche Teilung der Geschlechtssnbstanz statt, indem gleichzeitig der Kern als Nahrung verwendet wird. Dieses Stadium sehe ich an als einem männlichen Tier angehörend.

2. Entwicklung von *Aggregata spinosa*.

Diese Art steht verwandtschaftlich der vorhergehenden am nächsten; trotzdem sind während der vegetativen Vorgänge so viele Unterschiede im Kerne sowie im Protoplasma selbst vorhanden, daß eine genaue Beschreibnng derselben sehr notwendig erscheint, um so mehr als die Chromatinverhältnisse in mancher Beziehung hier viel schärfer hervortreten.

Diese Art stammt ebenfalls aus Cavalière, wo ich sie selbst im Frühjahr 1906 gesammelt habe; infolgedessen habe ich auch Beobachtungen am lebenden Material machen können.

Die jungen Stadien, die ich eigentlich selten beobachtet habe, da fast alle *Octopus*, die ich öffnete, nur vorgeschrittene Parasiten anfwiesen, unterschieden sich nicht von den korrespondierenden Stadien der *Aggregata légeri*. Die Bildung von Reservestoffen beginnt sehr frühzeitig. Bereits in den länglich ovalen Parasiten sieht man an seinen beiden Enden meistens in einer ziemlichen Entfernung vom Kern mehrere bis 2 μ große stark lichtbrechende Körperchen, die unregelmäßig im Plasma verteilt sind. Zwischen denselben sieht man jedoch andere Kugeln, die sich durch ihre bedeutendere Größe anszeichnen; dieselben sind vielleicht fettähnliche Gebilde, da sie sich durch Osmiumsäure schwarz färben. Das Protoplasma ist in diesen jungen Stadien feinwabig. Der Kern ist ziemlich groß und zeichnet sich dnrch seine hyaline Farbe aus, das um diese Zeit rundliche Carysom weist eine stärkere Lichtbrechung auf, mehr Details sind am lebenden Material nicht zu sehen. Da sich die Lebensprozesse außerdem äußerst langsam abspielen, ist es unmöglich, durch kontinuierliche Beobachtung einzelner Tiere die Wachstums- und Reifungsprozesse zu verfolgen; daher ist man auf Kombination der einzelnen Stadien angewiesen, wie man sie untereinander vermischt auf Präparaten in fixiertem Zustande findet.

Auch hier ist es nnmöglich, männliche und weibliche Parasiten voneinander zu unterscheiden; die beiden Geschlechter sehen ähnlich aus. Mit dem Wachstnm der Parasiten vergrößert sich der Kern

sehr stark und erreicht eine bedentende Dimension; im Verhältnis zum Kern der vorhergehenden Art bleibt er jedoch entschieden kleiner. Meistens ist der Kern bedeutend kleiner als die Hälfte des Parasiten. Seine Struktur ist sehr regelmäßig feinwabig, von dem ihn umgebenden grobstrukturierten Protoplasma scharf umgrenzt.

Vor allem ist es das Caryosom, das in seinem Wachstum weit zurückbleibt. Es kann auch eine bedentende Länge erreichen nnd sich mehr oder minder stark knicken und rollen, das sind jedoch sehr seltene Ansnahmen. Ein solcher Fall ist in Fig. 23a dargestellt, in welchem ich Gelegenheit hatte, das Tier im lebenden Zustande zu beobachten. Das Caryosom ist sehr schlank, cylindrisch, halbmondförmig gekrümmt, an den beiden Enden spiralig eingerollt. Außerdem sind noch zwei andere kommaförmige Stücke zu sehen, welche zweifelsohne von dem Hauptcaryosom durch Abschnürnng znstande gekommen sind.

Meist stellt das Caryosom einen kurzen, mehr oder minder stark gebogenen bis geknickten Stab dar. Auf Schnitten weist es, wie bei der früheren Art, zwei scharfgetrennte Partien auf; die äußere ziemlich starke Rindenschicht, welche nach innen Scheidewände sendet, nnd die gegen Chromatinfarbstoff sich wieder negativ verhaltende innere Partie. Diese ist fein granuliert. Um das Caryosom selbst sieht man ebenfalls Chromatinkörnchen in großer Menge, die anf eine sehr starke funktionelle Tätigkeit desselben hindeuten würden.

Bei keiner zweiten Art ist die Umwandlnng der ans dem Kerne answandernden Chromatinkörnchen zu den Reservekörperchen so schön auf Schnitten zu verfolgen, wie bei dieser Art. Das Material ist mit der Flemming'schen Flüssigkeit, modifiziert nach Benda, außerordentlich gut fixiert. Die Protoplasmaeinschlüsse sind allerdings zu stark geschwärzt, und infolgedessen beeinträchtigen sie das Kernstndium. Für den letzten Zweck läßt man aber die Schnitte vor der Färbung ca. 24 Stunden in Terpentinöl, wo sich alle fettähnliche Reservestoffe vollkommen auflösen. Dadurch bekommt man wunderschön die wabige Protoplasmastruktur zu sehen. Die den reproduzierten Figuren zugrunde liegenden Präparate wnrden alle in der bescriebenen Weise behandelt.

Erst mit dem Beginn der Reifeerscheinnngen treten Eigenschaften anf, nach welchen man gleich die beiden Geschlechter voneinander nnterscheiden kann.

a) Reifung der weiblichen Tiere von *Aggregata spinosa*.

Dieselbe gibt sich dadurch kund, daß das Caryosom sein Chromatin in großer Menge abzugeben beginnt. Es wandern aus ihm viele Chromatinkugeln aus, die sich überall im Kerne verteilen; diese chromatischen Kugeln fangen an, sich aufzulösen, indem sie ihre Chromatinsubstanz in gelöstem Zustande oder in Form von ganz kleinen Körnchen an ihre Umgebung abgeben; dieser Prozeß geht meist so lebhaft vor sich, daß sich um jede solche Kugel eine sich stärker färbende Sphäre bildet, die aus ganz feinem, meist gelöstem Chromatin besteht. Dadurch wird der Kern bald von einer großen Menge anfgelösten Chromatins imprägniert, was sich durch sein starkes Färbnngsvermögen knndgibt. Bald ist die Auflösung des Caryosoms so weit vorgeschritten, daß von ihm nur noch einige größere, verblaßte Stücke übrig geblieben sind, die sich schließlich auch vollkommen auflösen; meist werden sie jedoch später aus dem Kern ausgestoßen und die komplette Auflösung findet erst im Protoplasma statt. Außer dem im diffusen Zustande vorkommenden Chromatin sind im Kerne noch viele kleinere und größere Chromatiukörnchen oft in großer Menge vorhanden, die zuerst gleichmäßig verteilt sind. Sowie aber der Zerfallsprozeß des Caryosoms zu Ende ist, zieht sich sowohl das aufgelöste als auch das geformte Chromatin bedentend stärker in einem Teil des Kerns znsammen, wodurch eine tiefer gefärbte, mit Chromatin beladene und eine lichtere, fast vollkommen chromatinfreie Partie im Kerne entsteht.

Noch während der Auflösung des Caryosoms verläßt der Kern seine mehr oder minder centrale Lage, indem er zur Oberfläche des Parasiten wandert. Das Chromatin sammelt sich immer eben an der dem Innern des Parasiten zngekehrten Kernseite. Daher wird die äußere Kernhälfte bedeutend chromatinärmer. Die Differenzierung des Geschlechtschromatins findet in der äußeren Hälfte des Kernes statt; es tritt uns in Form von feinen Chromatinfäden entgegen (Fig. 24). Leider konnte ich die Ausbildung der ersten Spindel und die Anfangsstadien der Kernvermehrung nicht verfolgen. Offenbar wird hier der ganze Kern aufgelöst. Das trophische Chromatin wandert aus dem Kern aus. In Figur 24 ist zu sehen, daß die Chromatinauswanderung aus dem Kerne bereits begonnen hat, indem ein Teil sich in der Nähe des letzteren wolkenartig in das Protoplasma ergossen hat. Es muß dabei hervorgehoben werden, daß die Kerngrenze sowohl an der Austrittsstelle des Chromatins

als auch überall sonst scharf zu sehen ist. Daraus läßt sich weiter schließen, daß sie dem Chromatin bei seiner Auswanderung aus dem Kern kein Hindernis in den Weg setzt. Diese Erscheinung spricht sehr zugunsten der Annahme, daß eine besonders differenzierte Kernmembran nicht existiert, daß die Kerngrenze vielmehr eine Folgeerscheinung der verschiedenen Struktur ist. Die unmittelbar darauffolgenden Stadien habe ich leider nicht verfolgen können.

b) Reifung männlicher Tiere von *Aggregata spinosa*.

Im Gegensatz zu den weiblichen Parasiten bleibt das aus dem Caryosom austretende Chromatin im Kern. Infolgedessen wird er bald sehr chromatinreich. Im Anfang verteilt sich das Chromatin ziemlich gleichmäßig überall im Kern. Der größte Teil des Chromatins tritt uns in Form von größeren und kleineren Körnchen entgegen. Allerdings ist ein beträchtlicher Teil davon im Kernsaft vollkommen aufgelöst, was man aus der starken Färbbarkeit desselben erschließen kann. Das Caryosom zerfällt zuletzt in viele verhältnismäßig große Chromatinkugeln, die man ihrem Aussehen nach am besten als Nucleolen bezeichnen kann. Gleichzeitig wandert der Kern gegen die Peripherie des Parasiten zu, wo er dicht an der Oberfläche anstößt und sich schwach abflacht.

Jetzt konzentriert sich alles Chromatin mehr in die Mitte des Kernes. Infolge dieser Chromatinverdichtung entsteht unter der ganzen Oberfläche des Kernes eine lichtere, fast vollkommen chromatinfreie schmale Schicht, in welcher nur einzelne größere Chromatinkörnchen zerstreut sind.

Nun beginnt der Kern nach allen Richtungen spitze Ausbuchtungen zu treiben, die sich immer mehr ausdehnen. Gleichzeitig damit erfährt der Kern mehrere mehr oder minder tiefe Einschnürungen, wodurch er in einzelne Stücke zerfällt, die allerdings durch verschieden breite Kernstreifen noch lange Zeit miteinander in Verbindung bleiben. Da die spitzen Ausbuchtungen immer länger und zahlreicher werden, bekommt der Kern bald die Form einer stark in die Länge gedehnten Amöbe, welche ihre Pseudopodien nach allen Richtungen aussendet. In Fig. 26 sehen wir zwei solcher Kerne, die jedoch, obwohl hier getrennt, in Wirklichkeit miteinander in Zusammenhang stehen. Wenn man nämlich die Schnittserie verfolgt, gehen sie nach und nach ineinander über. Im Laufe der weiteren Teilung gehen die einzelnen Verbindungen allmählich doch verloren.

so daß wir schließlich mehrere größere Kerne bekommen, die durch Ausbnchtungen eine lappige Form aufweisen.

An den Enden der zugespitzten Ansbnchtungen ist das Chromatin etwas verdichtet, und es hat fast den Anschein, als ob ein durch seine Färbnng sich auszeichnendes Körnchen existiere, das man als ein Centrosom (Centriol) denten könnte. Außerdem ist das Chromatin in dentlichen Reihen angeordnet, die zn den verdichteten Spitzen der Chromatinauswüchse, d. h. zn den Centriolen znsammenlanfen. Diese Verhältnisse sind sehr gut in Fig. 26 zu sehen. In den späteren Stadien ist diese Chromatinanordnung nicht mehr zu konstatieren.

Der ganze Teilnngsprozeß ist eine Zerdehnung des Kernes in einzelne Stücke, die ihrerseits ganz auf dieselbe Weise in kleinere Kerne zerfallen. Die großen Nucleolen, die wir im sich zur Vermehrung anschickenden Kerne gesehen haben, verteilen sich in die Tochterkerne proportional der Größe der letzteren.

Es ist hervorzuheben, daß der Kern zuerst im Innern des Parasiten bleibt nnd erst die so entstandenen sekundären Kerne sich über die ganze Oberfläche des Parasiten verteilen; die meisten stehen unter sich durch schmale Chromatinbrücken miteinander in Verbindnng.

Bei weiterer Zerdehnnng werden die Chromatinauswüchse immer regelmäßiger, wodurch man oft schöne sternförmige Kerne bekommt (Fig. 27).

Die Entstehnng der ersten Auswüchse im Anfang der Kernteilung habe ich nicht beobachten können. In den etwas vorgeschrittenen Stadien entstehen sie sicherlich nicht regellos an jeder beliebigen Stelle, sondern nach einer bestimmten Regel und zwar durch eine Spaltung der bereits vorhandenen. Man kann beobachten, wie sich die verdichtete Spitze eines solchen Kegels teilt, wodurch sozusagen zwei Centriolen entstehen, die auseinanderzurücken beginnen. Gleichzeitig damit dringt die dadurch entstandene Einbuchtung immer tiefer hinein.

Danach können wir den ganzen Vermehrungsprozeß des Kernes als eine primitive mitotische Kernteilung auffassen. Vielleicht sind alle Kernauswüchse durch eine sukzessive Teilung eines einzigen, der zuerst am Kerne gebildet worden ist, entstanden. Jede Verdoppelnng eines solchen Kegels bedeutet also eine Teilungsspindel, die aber nicht stark genug ist, die Teilung des Riesenkernes schnell herbeizuführen, sondern die Durchschnürung geht sehr langsam vor sich. Damit aber keine Zeit verloren geht, erfolgen dafür weitere

Teilungen an den freigewordenen Kernpartien, wie etwa bei der diskoidalen oder snperfiziellen Furchnng vieler Metazoen.

Gegen das Ende dieses Kernvermehrungsprozesses, bei dem ständig kleine Kernpartien selbständig werden, tritt immer schärfer die Zweiteilnug der Kerne hervor. Immerhin bleiben anch hier die nächstfolgenden Tochterspindeln durch schmale Kernstreifen miteinander in Verbindung.

Es ist merkwürdig, daß der helle Kernteil, der im Anfang durch die stärkere Zusammenziehung des Chromatins mehr in die Mitte des Kernes auf der Oberfläche des letzteren entstand, während der ganzen Kernteilnng bestehen bleibt. Nach ihrer Bildung werden die definitiven Spermatidenkerne von einem hellen, weitmaschigen, ziemlich breiten Hof umhüllt, der seine Entstehung eben diesem chromatinfreien Kernteil zu verdanken hat.

Jetzt wollen wir noch des weiteren Schicksals der aus dem Caryosom entstandenen Nucleolen Erwähnnng tun. Im Laufe der Teilung verteilen sie sich immer mehr in den Tochterkernen, bis schließlich ein Zustand erreicht wird, wo auf jeden Kern je ein Nucleolus kommt.

Bei der nächstfolgenden Kernvermehrung teilt sich zuerst der Nucleolus und dann erst der Kern. Hier spielt der Nucleolus bis zn einem gewissen Grade die Rolle eines Nucleolo-Centrosoms. Jeder Tochterkern besitzt demnach einen Ncleolus, über dessen Schicksal im nächsten Kapitel bei der Besprechung der Spermatidenbildnng berichtet wird.

c) Entwicklnng der Spermatiden von *Aggregata spinosa*.

Bei der letzten die Spermatozoitenkerne liefernden Kernteilnng vereinigen sich, wie es scheint, je einige Chromatinkörnchen, da die Chromatinkörnchen, ans denen jetzt ein Kern besteht, bedeutend größer sind als vor der Teilung, dafür sind sie aber viel geringer an Zahl. Außerdem scheint es auch, als ob den aus dem Caryosom stammenden größeren Chromatinkörnchen anch diesmal keine aktive Rolle bei der Kernteilnng beschieden ist, da man sie wieder in jeder Lage des Kernes sieht (Fig. 28).

Die Kernteiluug selbst geht ganz auf dieselbe Weise vor sich, wie die direkte Kernteilung bei Protozoen zn verlaufen pflegt. Die Chromatinkörnchen stehen durch feine, sich schwachfärbende Lininfäden miteinander in Verbindnng; dieselben bilden ein mehr oder minder deutliches Netzwerk (Fig. 29). Die beiden Tochterkerne bekommen anscheinend gleich viel Chromatin; beim Durchreißen

bleiben sie zuerst eine Zeitlang durch einen schmalen Strang in Verbindung. Nachdem die Kerne sich losgetrennt haben, ist das caryosomatische Chromatinkörnchen noch immer von den übrigen, welche inzwischen bedeutend herangewachsen sind, durch seine Größe deutlich zu unterscheiden.

Bald fangen alle Chromatinkörnchen an, in der Mitte des Kernes zusammenzurücken, wodurch ein aus groben Körnchen bestehender Chromatinhaufen gebildet wird, der von einem hellen weitmaschigen Hof umgeben wird; letzterer trennt also das Chromatin vom übrigen grobkörnigen, sich intensiv färbenden Protoplasma des Parasiten. Es ist kaum anzuzweifeln, daß der helle Hof und der Chromatinhaufen zusammen den Kern des Spermatiden darstellen. Das Caryosomkörnchen ist jetzt nicht mehr zu sehen; wahrscheinlich ist es in den Körnchenhaufen eingeschlossen und nur infolge der Verdichtung der übrigen Körnchen nicht mehr wahrnehmbar (Fig. 30). Es macht sich um dieselbe Zeit eine Verlängerung der Chromatinkörnchen bemerkbar, wodurch letztere eine stäbchenförmige Gestalt erlangen; da sie sich auch gleichzeitig miteinander verbinden, entsteht ein langer im Anfang knotiger Chromatinfaden, der sich knäuelartig ineinander schlingt und dem Spirem der Metazoen sehr ähnlich sieht (Fig. 31).

Nun fängt der Chromatinfaden an, sich stark zu verkürzen, indem er entsprechend an Dicke zunimmt, wodurch ein dicker, verhältnismäßig kurzer, etwas abgeplatteter Faden zustande kommt, der sich jetzt nur wenige Male durcheinander schlängelt (Fig. 32).

In diesem Stadium sieht man einen hellen Streifen, der in der Mitte des Chromatinfadens seiner ganzen Länge nach verläuft und auf eine Spaltung des letzteren in zwei hindeuten könnte (Fig. 32). Ich glaube jedoch nicht, daß eine wirkliche Spaltung des verkürzten Chromatinfadens stattfindet. Vielmehr stellt diese helle Linie den optischen Ausdruck des rundlichen oder schwach abgeplatteten Fadens dar, der in seinem Innern hohl zu sein scheint. Die Verkürzung des Fadens setzt sich noch weiter fort; dadurch entsteht ein etwas plattgedrücktes Gebilde, das ineinander gefaltet ist. Auf Querschnitte präsentiert sich dieses Gebilde in Form von doppelt konturierten Stäbchen und Körnchen, dadurch wird das Knäuelstadium wieder vorgetäuscht. Man sieht außerdem ein ziemlich abseits liegendes Chromatinkörnchen, welches, soweit ich verfolgen konnte, die beiden Geißeln zu bilden scheint (Fig. 33a). Ob es jedoch mit den vom Caryosom herstammenden Körnchen identifiziert werden darf, kann ich nicht mit Sicherheit aussprechen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung des Spermatiden vereinfacht sich die Form des Chromatins; nach und nach verschwinden die Biegungen noch weiter und wir bekommen vorübergehend ein in Fig. 33 gezeichnetes Stadium. Nachdem alle Biegungen sich zurückgezogen haben, bekommt der Kern eine abgeplattete Form, die sich bald verlängert und ihre Seitenwände nach oben biegt. Während dieser Umwandlung ist der helle Hof um den Kern herum immer deutlich zu sehen. Der ganze Kern mit dem ihm zugehörenden Protoplasma hat sich inzwischen verlängert, so daß der Spermatid jetzt bedeutend über die Oberfläche des Restkörpers hervorragt. Das freie Ende ist sehr fein verjüngt und etwas gebogen. Von seiner Spitze entspringen die verhältnismäßig kurzen Geißeln, welche beide nach vorn ragen, d. h. keine von ihnen ist zur Schleppgeißel umgewandelt. Durch seine Form erinnert der Microgamet an eine kurze, gedrungene, zuerst etwas zusammengedrückte, später jedoch drehrunde Spindel, die mit einer breiten Basis auf dem Restkörper aufsitzt.

Bei der weiteren Entwicklung spielen sich ziemlich alle Umwandlungen nur am Kerne ab. Zuerst verlängert sich die schwach rinnenförmig gebogene Chromatinplatte nach vorn, indem sie sich bedeutend zuspitzt. Da die Seitenränder sich noch stärker biegen und teilweise flügelförmig auswachsen, bekommt man ein Gebilde, welches durch seine Gestalt an das Primordialcranium der Wirbeltiere erinnert (Fig. 34). Der ganze Microgamet hat sich auch bedeutend in die Länge gezogen.

Im lebenden Zustande sieht das Plasma feinkörnig aus, wovon der Kern durch seine etwas opake Farbe und sein homogenes Aussehen deutlich absticht (Fig. 35). Der Verbindungsstiel mit dem Restkörper, den ich von nun an als Schwanz bezeichnen werde, ist noch immer sehr dick.

Jetzt fangen eine Reihe von Umwandlungen in der Form des Chromatins an, deren Verständnis äußerst schwierig ist, da die Kerngestalt je nach der Seite, von welcher der Microgamet betrachtet wird, anders aussieht; außerdem kommen, wie es scheint, kleine Variationen vor. Vor allem dehnt sich der Kern sehr in die Länge, gleichzeitig nähern sich seine nach oben gebogenen Seitenränder, so daß er in eine mehr oder minder geschlossene Röhre umgewandelt wird; das Vorderende desselben ist fein zugespitzt und, wie es scheint, geschlossen. Von vorn nach hinten nimmt der Kern rasch an Stärke zu, so daß er bereits in seiner vorderen Hälfte die größte Dicke erreicht; nach hinten verjüngt er

sich hingegen sehr langsam. Da die beiden Kernränder auf der Rückseite des Microgameten nirgends in Berührung miteinander kommen, sondern an einzelnen Stellen viel weiterer vorwachsen, an anderen hingegen bedeutend in ihrem Wachstum zurückbleiben, ist die offene Seite der Rinne dementsprechend verschieden weit. Insbesondere ist in der ersten Hälfte des Kernes, wo er seine größte Dicke aufweist, eine breite Öffnung zu sehen (Fig. 36); dieselbe kommt dadurch zustande, daß der linke Rand an dieser Stelle sich sehr stark ausbiegt. Die Ausbiegung setzt so plötzlich an, daß eine winkelige Abknickung des Randes zustande kommt. Die rechte Seite macht ebenfalls eine Biegung an dieser Stelle. Sie verläuft jedoch so allmählich, daß der Rand sanft wellenförmig gebogen aussieht. Nach hinten nähern sich die Ränder wieder rasch. Wie aus der Zeichnung zu ersehen ist, stellt der Kern kein symmetrisches Bild dar. Wie dieselbe Figur zeigt, hat der Kern eine Drehung in seiner Längsachse erfahren. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium stellt Fig. 37 dar, wo der Kern bedeutend länger geworden ist. Auffällige Veränderungen haben sich nur in seiner Vorderhälfte vollzogen. Die breite Öffnung, welche wir von dem vorigen Stadium kennen, ist, obwohl etwas umgestaltet, noch immer zu sehen. Nach vorn läuft der Kern in ein Rostrum von eigentümlicher Gestalt aus (Fig. 37).

Ich betrachte dieses Stadium für etwas älter als das in dem vorhergehenden Bild gezeichnete, da nicht allein der Kern, sondern auch der ganze Microgamet bedeutend länger aussieht. Nur paßt die Gestalt des Vorderendes nicht gut in die Reihe, da im folgenden Stadium (Fig. 38) es wieder ähnlich wie in Fig. 36 aussieht. Es ist kaum anzunehmen, daß nachdem sich die Öffnung ziemlich geschlossen hat, die Ränder wieder auseinandergehen, um sich bald darauf wieder zu schließen; viel wahrscheinlicher ist es, daß das Vorderende des Kernes zuerst eine ähnliche wie in Fig. 37 gezeichnete Form besitzt, die sich später umgestaltet; nur hält die Veränderung nicht bei allen Spermatiden gleichen Schritt mit dem übrigen Wachstum. Die definitive Form tritt bei den einzelnen Individuen einmal früher, einmal später auf.

Die weitere Umbildung beruht darauf, daß das hintere Ende des Kernes des Spermatiden in die Länge wächst, sich dabei um die Längsachse spiralig dreht, wodurch er die Form eines Schraubengewindes annimmt. Ferner ist noch hervorzuheben, daß durch eine Annäherung der Seitenränder die Rinnenspalte verengt und der Kern jetzt mehr einer Röhre ähnlich sieht, welche durch einen um sie

herum spiralig verlanfenden Schlitz offen bleibt. Nur an einzelnen Stellen ist die offene Partie des Kerns noch nnbedentend erweitert. Fig. 38 zeigt ein Stadinm, wo die Spermatiden eben im Begriff sind, sich vom Restkörper zu entfernen nnd stellt infolgedessen ein vollkommen ausgebildetes Stadinm dar. Das Vorderende des Microgameten schließt durch ein kegelförmiges, aus dichterem Plasma bestehenden Rostrum ab, von dessen Spitze die beiden Geißeln entspringen. Dieses Rostrnm könnte wohl mit dem Spitzenstück der Spermatiden bei den Metazoen verglichen werden. Der Schwanz ist ziemlich zusammengedrückt und außerordentlich in die Länge gezogen, dabei so dünn anslaufend, daß man sein Ende äußerst schwierig wahrnehmen kann. Vor allem ist der Kern dnrch seine sehr schlanke und mehreremals nm seine Längsachse gedrehte Form auffallend. In seiner Mitte erreicht er seine größte Stärke; nach den beiden Enden, mehr jedoch nach vorn, erfährt er eine sanfte Verjüngung. Auf Qnerschnitten sieht man, daß der Kern eine etwas zusammengedrückte Gestalt aufweist; dabei ist seine geschlossene Seite nicht überall gleich stark. Wie es scheint, häuft sich das Chromatin vorn bedeutend mehr als hinten (Fig. 39 a—c). Ob überall der Kern von einer Protoplasmaschicht überzogen ist, kann man nicht mit Bestimmtheit sagen. Hingegen ist sein Inneres vom Protoplasma erfüllt, welches an der offenen Seite kammförmig mehr oder minder hoch über die Oberfläche vorspringt (Fig. 38, 39) und einen schwachen Flossensaum vortäuscht, welcher seiner ganzen Länge nach verläuft. Nach hinten reicht der Kern bis zur Mitte.

Der Schwanz des Spermatiden macht daher etwa die Hälfte der ganzen Länge aus. Gleich von der Stelle ab, wo der Kern aufhört, fängt eine seitliche Abplattung des Schwanzes an, die nach hinten immer ausgesprochener wird. Die beiden Seitenflächen gehen oben nnd unten durch eine nach hiuten immer schärfer werdende Kante ineinander über; sie färben sich bedeutend intensiver als das übrige Protoplasma. Dadurch bekommt es den Anschein, als ob der Microgamet nach hinten zwei sehr lange Geißeln entsenden würde, welche dnrch einen Protoplasmasaum ihrer gunzen Länge nach miteinander in Verbindung stehen.

Der lebende Spermatid hat die Gestalt eines Spulwurmes, das Vorderende ist nur etwas stärker zugespitzt; er mißt 80—100 μ. Da man das Schwanzende nicht leicht verfolgen kann, ist die Messung etwas unsicher; hingegen überschreitet seine Dicke kaum 3—5 μ. Die beiden Geißeln sind gleich groß, etwa 20 μ, ungefähr $^{1}/_{5}$ der ganzen Länge des Spermatiden ausmachend.

Auf der ganzen Oberfläche des Kernes sieht man kleine vacuolenähnlich aussehende lichte Stellen, welche regellos verteilt sind. Sie treten schon bei sehr jungen Spermatiden auf und nehmen mit der Ausbildung derselben an Zahl zu. Bei älteren Individuen, d. h. bei solchen, die lange Zeit im Gewebe herumgeschwommen sind, haben sich so viele Vacuolen gebildet, daß man jetzt eher von einer gitterförmigen Verteilung des Chromatins reden kann (Fig B 3). Ich glaube jedoch, daß solche Spermatiden nicht mehr normal sind und bereits dem Absterben anheimgefallen sind. SIEDLECKI hat bereits diese Vacuolen gesehen und gezeichnet.

Wie es scheint, verwenden die Spermatiden ihr Protoplasma während ihrer Wanderung als Nahrung, da die Spermatiden, welche längere Zeit im Gewebe herumgewandert sind, bedeutend weniger oder überhaupt kein Protoplasma mehr besitzen.

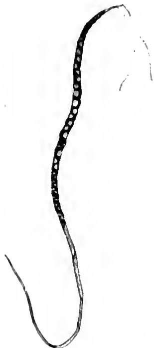


Fig. B 3. *Aggregata jacquemeti.* Ein älteres Spermatid, vielleicht im Absterben begriffen. 3000 : 1.

Die Microgameten von *Aggregata* wurden von ziemlich allen Forschern gesehen, die sich mit dem Studium dieser Parasiten befaßt haben. EBERTH (61) gibt sogar ein sehr schönes Bild, das die ausgebildeten Microgameten, welche um den Restkörper radiär geordnet sind, darstellt. MINGAZZINI betrachtet sie als homolog den Sporozoiten (jetzt Merozoiten), welche bei den Coccidien sich außerhalb der Cyste bilden. SCHNEIDER betrachtet sie als abgestorbene Stadien, hingegen deutet sie LABBÉ als Mißbildungen. Am weitesten in ihre Erkenntnis ist SIEDLECKI eingedrungen.

Er hat allerdings auf Grund unzureichender Beobachtungen das in Form von kleinen Körnchen aus dem Kerne heraustretende Trophochromatin als das Material gedeutet, daß sich an der Oberfläche des Parasiten verdichtet und die Spermatidenkerne bildet. Die wahre Kernteilung in ihren Anfangsstadien hat er nicht ge-

sehen. Was die Ausbildung der Spermatiden selbst betrifft, so hat er einige typische Stadien beobachtet und sehr schön gezeichnet; er glaubt, daß sich das Chromatin zu einem kompakten Kern umwandelt, der sich immer mehr in die Länge zieht und so die definitiven Spermatiden bildet, welche in ihrem ausgebildeten Zustande nur aus Chromatin ohne Protoplasma bestehen. Die Geißeln hat er ebenfalls nicht beobachtet.

Ein Vergleich zwischen den männlichen Elementen der *Aggregata*, den Microgameten der übrigen Protozoen und den Spermatiden der Metazoen dürfte hier wohl geboten sein. Bei den meisten Gregarinen sehen die miteinander verschmelzenden Gameten entweder ganz gleich aus, oder besitzen nur eine sehr geringe Verschiedenheit in der Größe ihrer Kerne (*Monocystis*, *Urospora lagidis*, Brasil). Léger hat bei *Stylorhynchus* einen Fall von Anisogamie beschrieben, wo die Spermatiden (Microgameten) in bezug auf ihre Struktur erheblich von den weiblichen Elementen abweichen.

Wenn wir den Umstand, daß dort zwei Arten von Spermatiden vorkommen, außer Acht lassen, so ist es vor allem der Kern und die Gestalt der Spermatiden, welche von denjenigen der *Aggregata* sehr stark abweichen. Der Kern erfährt keine Umänderungen; er bewahrt vollkommen seine runde Form. Der Microgamet selbst ist von birnförmiger Gestalt, nach hinten in eine mäßig lange Geißel auslaufend. Bei *Pterocephalus* ist zwar der Kern etwas in die Länge gezogen, weist jedoch keine weitere Differenzierung auf; auch hier entspringt vom Hinterende eine Geißel. Aus der Struktur dieser Spermatiden bekommen wir kaum die Berechtigung, ihnen eine nähere phylogenetische Verwandtschaft mit den Spermatiden der *Aggregata* zuzuschreiben. Viel wahrscheinlicher ist es, daß wir hier zwei Typen vor uns haben, die sich unabhängig voneinander entwickelt haben. Von den übrigen Protozoen kommen noch die Coccidien in Betracht, bei welchen die Microgameten eine hohe Differenzierung erlangt haben. Der Kern hat bei ihnen eine sehr lange Gestalt bekommen, weist jedoch eine kompakte Beschaffenheit auf; hingegen besitzen die Spermatiden entweder kein Protoplasma oder nur Spuren davon an ihrem Hinterende. Sie sind ebenfalls mit zwei Geißeln versehen, welche nicht von der Spitze des Rostrums, sondern etwas unterhalb desselben entspringen; außerdem ist die eine Geißel teilweise zu einer Schleppgeißel umgewandelt. Trotz dieser Unterschiede besitzt die *Aggregata* in Bezug auf ihre Spermatiden doch mehr Ähnlichkeit mit den Coccidien, als mit den Gregarinen, obwohl uns diese Ähnlichkeit doch nicht dazu berech-

tigt, auf eine engere Verwandtschaft zu schließen. Bei ziemlich allen freilebenden Protozoen besitzen die männlichen Elemente zwar auch zwei Geißeln, die übrige Struktur ist jedoch so abweichend, daß uns nirgends Vergleichspunkte dargeboten werden.

In morphologischer Hinsicht kann ebenfalls kaum eine engere Parallele zwischen den männlichen Elementen der *Aggregata* und den Spermatiden der Metazoen gezogen werden, obwohl sogar innerhalb der Metazoen selbst in dieser Hinsicht die allergrößte Mannigfaltigkeit herrscht. Zwar weisen beide durch ihre schlanke Gestalt eine äußere Ähnlichkeit auf, der Bautypus ist aber sehr abweichend. Der Hauptunterschied wird gewöhnlich darin gesucht, daß den Spermatiden in ihrem ausgebildeten Zustande das Protoplasma abgeht. Zwar sind die unreifen Samenfäden mit Protoplasma versehen, welches ihnen in Form von größeren und kleineren Tröpfchen aufsitzt. Bei der vollständigen Reife wird jedoch dasselbe verbraucht, der Überschuß wahrscheinlich abgestreift. Allerdings wurden in neuerer Zeit Fälle beschrieben, wo nicht alles Protoplasma abgestreift wird, sondern ein Teil bleibt dem vollkommen ausgebildeten Spermatid erhalten (*Paludina* nach Popoff), so daß wir hier keinen prinzipiellen Unterschied konstatieren können. In der Anzahl und der Lage der Geißeln ist ebenfalls ein Unterschied gegeben. Die Samenfäden besitzen nur eine Geißel die von ihrem Schwanzende entspringt. Andererseits ist bei *Aggregata* kein Gebilde vorhanden, daß sich mit dem Mittelstück homologisieren läßt.

Das sind aber Unterschiede, die nur gegen eine gemeinsame Phylogenese sprechen. Die komplizierte Struktur der Spermatiden von *Aggregata* spricht hingegen zugunsten der Annahme, daß die Samenfäden der Metazoen hoch differenzierte Microgameten darstellen, deren Anfänge wir bei den Protozoen vorhanden finden. Siehe den allgemeinen Teil S. 146.

d) Entwicklung der Spermatiden von *Aggregata légeri.*

Als ich Gelegenheit bekam, die Entwicklung der Spermatiden von *Aggregata légeri* zu verfolgen, hatte ich schon meine Untersuchungen über die Spermatiden von *Aggr. spinosa* längst abgeschlossen. *Aggr. légeri* ziehe ich daher nur vergleichshalber und wegen der Kontrolle heran. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die Verhältnisse hier viel günstiger liegen und dem Verständnis keine so großen Schwierigkeiten in den Weg stellen. Dagegen wurde die Vorstellung, welche ich von der anderen Art bekommen

habe, vollauf bestätigt, daher habe ich davon Abstand genommen. eine vollkommen detaillierte Beschreibung zu geben; ich werde nur einige etwas abweichende Bilder vorführen, die als der Art angehörige Abweichungen angesehen werden dürften.

Auch hier bestehen die Kerne bei den letzten Teilungen aus einzelnen Chromatinkörnchen, welche sich stäbchenförmig verlängern nnd zur Bildnng eines langen dünnen, knäuelartig durcheinander gewundenen Fadens miteinander vereinigen. Die Verkürzung des Fadens geht ebenfalls auf dieselbe Weise vor sich, wie bei der anderen Art. Wie es scheint, sind die Biegungen des sehr dick gewordenen Fadens an einzelnen Stellen miteinander verwachsen, wodurch ein ziemlich rundes durchlöchertes Gebilde zustande kommt. Bevor es noch durch die Verkürznng des Fadens zur Bildung einer Platte kommt, streckt sich vom Chromatingerüst ein Auswuchs nach vorn, welcher sich bedeutend abplattet und schnabelfömig krümmt, dabei ist sein änßerer Rand immer nach oben gekrümmt und am Vorderende etwas dicker aussehend. Allerdings könnte diese Verdickung auch durch eine stärkere Umbiegung oder Einrollung des Randes selbst vorgetäuscht werden. Der Kern kommt an dieser Stelle in Berührung mit der Oberfläche. Gerade von der schnabelförmigen Spitze nehmen die Geißeln ihre Entstehnng. Manchmal kommt es vor, daß der gebogene Rand, wie ein sich stärker färbender Faden hinzieht, welcher nnabhängig von dem übrigen Kern zu sein scheint. Dadurch bekommen wir Bilder, welche nns von *A. spinosa* her bekannt sind. Ich glanbe aber, daß sie nicht der Wirklichkeit entsprechen, sie sind sicherlich auf mangelhafte Fixierung und auf ungünstige Schnitte zurückzuführen.

Bei der Verkürzung des Chromatinfadens treten keine Chromatinkörnchen aus ihm heraus, wie dies bei *Aggr. spinosa* der Fall ist. Bei letzterwähnter Art habe ich die diesbezüglichen Verhältnisse nachkontrolliert. Es treten drei solche Körnchen aus dem Knäuel heraus, von denen das vorn liegende sich in die Länge zieht und die beiden Geißeln in der Tat ans sich zu treiben scheint. Andererseits habe ich aber auch Bilder zu sehen bekommen, wo wirklich die Geißelbasis wie bei *Aggr. spinosa* mit dem übrigen Kerngerüst in Verbindung steht, so daß ich nicht wage, die Geißeln mit Bestimmtheit aus dem von dem Caryosom herstammenden Chromatinkörnchen abzuleiten, obwohl ich es für das Wahrscheinlichste halte. Möglicherweise kommt die Geißelbasis nachträglich erst, nachdem die Geißeln bereits gebildet wurden, in Verbindung mit dem übrigen Kern.

Bei der weiteren Verkürzung des Fadens erfährt er auch eine langsame Komprimierung, wodurch schließlich uns der ganze Kern in Form einer nach vorn schnabelförmig zugespitzten und etwas umgerollten Platte entgegentritt, welche sich unmittelbar in die Länge zu ziehen und sich um ihre Längsachse zu drehen anfängt. Dadurch bekommen wir Bilder wie die in Fig. 41a-b dargestellten zu sehen. In diesem Stadium sind die hellen, vacuolenähnlich aussehenden Stellen bereits aufgetreten. Aus diesen Figuren ist ferner mit Deutlichkeit zu ersehen, daß selbst in derselben Art wie bei der vorhergehenden beträchtliche Variationen in der Entwicklung der einzelnen Spermatiden vorzukommen pflegen. Eine noch stärkere Abweichung ist in Fig. 42a-b gezeichnet, wo der Kern eine dreieckige Platte darstellt, deren Seitenränder nach oben gebogen und am Vorderende eine kurze Strecke miteinander verwachsen sind; nach hinten laufen die beiden Ränder in ziemlich starke dornförmige Auswüchse aus; da das hintere Ende in der Mitte einen breiten Auswuchs aufweist, hat die hintere Seite des Dreiecks einen stark geschlängelten Verlauf. Die beiden Bilder sind bei oberflächlicher und tiefer Einstellung von demselben Spermatiden abgezeichnet. Schließlich will ich noch Fig. 43 anführen, wo sich der Kern ziemlich in die Länge gezogen hat. Der eine Rand hat sich stark gerollt, der andere hat sich hingegen sehr in die Länge gezogen; dem ist auch der übrige Kern gefolgt, wodurch ein langer flügelförmiger Auswuchs sich gebildet hat. Trotz dieser Variationen sehen alle ausgebildeten Spermatiden vollkommen gleich aus und entsprechen genau dem uns von *Aggregata spinosa* her bekannten Bautypus; daher glaube ich auf Herstellung von Bildern der erwachsenen Stadien verzichten zu dürfen. Die fertigen Spermatiden sind etwas kleiner als diejenigen der vorhergehenden Art.

3. *Aggregata reticulosa n. sp.*

Eine ebenso häufige Art wie die vorhergehende ist *Aggregata reticulosa*, die infolge der interessanten Kernerscheinungen bei der Reifung der männlichen und weiblichen Tiere gleich hier ihre Darstellung finden soll.

Diese Art ist sehr nahe verwandt mit *Aggregata spinosa*. Die beiden Arten kommen in denselben Präparaten miteinander vermengt vor. In ihren Wachstumsstadien sehen sie sich so ähnlich, daß sie nicht leicht unterschieden werden können. Erst während der Reifung treten sowohl bei den weiblichen als auch bei den

männlichen Parasiten bedeutende Abweichungen auf, welche die Aufstellung von zwei Arten diktieren.

a) Reifung der weiblichen Parasiten.

Während der Auflösung des Caryosoms ist das Chromatin ziemlich gleichmäßig in dem central gelegenen Kerne verteilt. Gegen

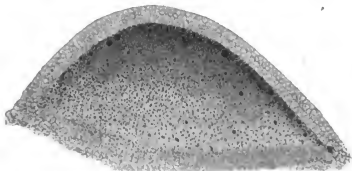


Fig. C 1. 1000 : 1.



Fig. C 2. 1000 : 1.

Fig. C 1—2. *Aggregata spinosa.* Zwei aufeinanderfolgende Schnitte; in C 1 ist fast alles Chromatin am Kernrand verdichtet. C 2 sehr chromatinarm; enthält den Rest des Caryosoms. 1000 : 1.

das Ende der Auflösung rückt jedoch der Kern zur Oberfläche des Parasiten. Gleichzeitig damit fängt alles Chromatin an, sich an der Oberfläche der dem Parasiten zugekehrten Seite zu sammeln. In dem Maße, wie sich das Chromatin am Kernrande verdichtet, findet an dieser Seite eine so starke Abflachung des Kernes statt daß er auf einem Querschnitt die Form eines stark ausgezogenen Keils darstellt. Hingegen tritt er uns auf einem Oberflächenquerschnitt in der Form eines schmalen Chromatinstreifens entgegen. Wie stark die Chromatinanhäufung auf der einen der Oberfläche zugekehrten Seite sein kann, kann man aus Fig. C1—2 ersehen, wo zwei aufeinanderfolgende Schnitte gezeichnet sind. Dieselben sind mehr parallel, richtiger unter einem spitzen Winkel mit der breiten Fläche des Kernes ausgefallen. In der einen Partie des Kernes ist, wie aus Fig. C1 ersichtlich ist, alles Chromatin gesammelt und hier wieder dicht um den Kernrand herum angehäuft, während in dem Kernteil, der auf dem zweiten Schnitt dargestellt ist, nur sehr wenig Chromatin zu sehen ist. Nur die Überreste des Caryosoms sind noch vorhanden, in dessen Nähe sich eine Ansammlung von kleinen und größeren Chromatinkörnchen befindet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das Geschlechtschromatin sich an dieser Stelle herausdifferenziert, indem es wieder zuerst in kurzen Fädchen auftritt, welche sich miteinander vereinigen und das lange Bündel des Geschlechtschromatins bilden, welches ziemlich ähnlich wie bei *Aggregata légeri* aussieht. In den wenigen Bildern der nächsten Stadien, die mir zur Beobachtung kamen, bleibt das Bündel in dem chromatinfreien hellen Kernteil, wo es sich auch zur Bildung der Chromosomen der ersten Spindel zusammenzieht. Leider gelang es mir nicht, den Anfang der Kernteilungen zu beobachten. Wahrscheinlich wandert aber das am äußeren Kernrande angesammelte Chromatin in das Protoplasma über. Es ist ferner sehr wahrscheinlich, daß der ganze Kern zerstört und aus ihm eine Spindel, ähnlich wie bei *Aggregata légeri*, gebildet wird.

b) Reifung der männlichen Parasiten.

Bei dieser Art hat das Caryosom eine runde Gestalt, selten wird es auch länglich. Eine Differenzierung desselben in eine äußere, sich stark färbbare Rindenschicht und einen helleren inneren Teil findet sich auch hier, obwohl sie sehr oft nicht so scharf zum Vorschein kommt wie bei den vorhergehenden Arten. Oft besteht das Caryosom aus einem starken Chromatingerüst, das sich oberflächlich stärker verdichtet. Das achromatische Kerngerüst selbst weist eine äußerst

feinwabige Struktur auf, die sich an der Oberfläche etwas stärker verengt. Die scharfe Kerngrenze wird jedoch durch das an der Kernoberfläche mehr angesammelte Chromatin hervorgerufen.

Mit dem Beginn der Reifung fängt das Chromatin des Caryosoms an, aus dem letzteren in Form von ansehnlichen Kugeln (Nucleolen) auszuwandern. Diese bestehen aus einem Chromatingerüst, dessen optischer Schnitt eine feinwabige Struktur darstellt. Alsbald zerfallen diese Nucleolen in kleinere und größere Chromatinkörnchen, wodurch kleinere und größere Chromatinhaufen entstehen, die sich mit EH. hell stahlgrau färben. Unmittelbar aus denselben entstehen nun andere, sich viel tiefer färbende Chromatinkörnchen, die meistens regellos, oft jedoch deutlich die Tendenz zeigen, sich in Reihen zu ordnen. Dadurch entstehen in den hellen Chromatinhaufen andere, meistens knäuelförmige, sich stärker färbende Gebilde, die oft auch die Form von einzelnen, aus kleinen Chromatinkörnchen zusammengesetzten Fäden aufweisen können (Fig. 44). Diese Fäden sind entsprechend ihrem späteren Verhalten als Geschlechtschromatin anzusehen; sie fangen an, zur Kernoberfläche zu wandern, wo sie sich an einzelnen Stellen stärker ansammeln. Dadurch entstehen größere und kleinere Chromatininseln, die jedoch durch schmälere und breitere Ausläufer bald miteinander in Verbindung treten. Da später eine gleichmäßigere Verteilung des Chromatins in Form von breiten Straßen stattfindet, wird eine grobe Netzstruktur hervorgerufen, wie dies aus Fig. 45 sehr gut zu ersehen ist. Diese Tendenz verstärkt sich immer mehr, bis schließlich beim Beginn der Kernteilung durch die Anordnung der Chromatinkörnchen in einfachen Reihen ein feines Chromatingerüst zustande kommt (Fig. 46).

Gleichzeitig mit dem Beginn der Differenzierung des Geschlechtschromatins entstehen im Kern ganz feine haarförmige Fäden, die im Anfang äußerst dünn und schwach färbbar sind. Dieselben nehmen ihre Entstehung ebenfalls aus dem Chromatinhaufen. Sicherlich durch Aufnahme von neuem Chromatin wachsen sie nicht nur in die Länge, sondern sie nehmen auch an Dicke zu (Fig. 45). Sowie sie ihre definitive Größe erreicht haben, fangen sie an, aus dem inzwischen zur Oberfläche des Parasiten hingewanderten Kern auszuwandern, um sich überall im Plasma zu verteilen. Ihre Auswanderung ist kurz vor dem Beginn und im Anfang der Kernteilung sehr lebhaft, was aus Fig. 45 u. 46 sehr gut zu erschließen ist. Hier sieht man viele Chromatinfäden bereits ins Plasma übergetreten, andere sich noch im Kern befindend und dritte eben im Begriff auszuwandern, indem sie mit dem einen Ende bereits ins Plasma

eingedrungen sind; mit dem anderen jedoch befinden sie sich noch im Kern.

Wie wir bereits gesehen haben, bilden sich auch bei *Aggregata légeri* solche Chromatinfäden, die aber dort die merkwürdige Eigentümlichkeit zutage legen, Strahlungen im Protoplasma hervorzurufen. Außerdem sind sie dort viel kürzer; unerwähnt will ich nicht lassen, daß sie im Kern der anderen Art nicht beobachtet werden. Erst an dessen Rande kommen sie zum Vorschein.

Es ist merkwürdig, wie ganz ähnliche Gebilde auch bei der Spermatogenese mancher Metazoen vorkommen und dort als Mitochondrien bezeichnet werden. Sicherlich treten sie auch dort aus dem Kern heraus. Der Unterschied ist nur der, daß diese Gebilde bei der Bildung der Spermien der Metazoen wieder Verwendung finden, hier aber mit dem Restkörper zugrunde gehen.

Außer diesen Chromatingebilden sind im Kern noch eine ganze Anzahl anderer Chromatinkörner vorhanden, die überall darin zerstreut sind und sich durch ihre Größe und stärkere Färbbarkeit auszeichnen (Fig. 45). Der größte Teil derselben löst sich bei dem Beginn der Kernteilung jedoch vollkommen auf, nur die größten davon bleiben noch übrig und verteilen sich in den Tochterkernen.

Während der Reifung des Parasiten wandert der Kern auch hier zu dessen Oberfläche, wo wir ihn an einzelnen Stellen mit ihr eng in Berührung getreten sehen (Fig. 45). Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß der Kern zuerst an einer Stelle mit der Oberfläche in Berührung tritt, indem er sich in dieser Richtung stärker auszieht. Eben dieser verjüngte, in Berührung mit der Oberfläche gekommene Kernteil bildet sozusagen die erste Spindel, indem er den ganzen Kernteilungsprozeß einleitet. Meine Beobachtungen sprechen nämlich dafür, daß im Beginn der Kernteilung diese Stelle sich zuerst teilt, indem an der Berührungsstelle mit der Oberfläche eine Einbuchtung in den Kern entsteht. Die so gebildeten Spitzen fangen an auseinander zu weichen. Die Chromatinreihen laufen in diesen Stellen (Spitzen) zusammen. Bei den späteren Teilungen ist die Spaltung der Spitzen noch deutlicher zu ersehen.

Dadurch ist zu erschließen, daß die Kernteilung der männlichen Parasiten dieser Art auf ganz ähnliche Weise verläuft wie bei der vorhergehenden.

4. *Aggregata ovata n. sp.*

Ich will hier eine kurze Beschreibung von einem Stadium einer Art geben, deren Entwicklung ich jedoch nicht näher verfolgen konnte, da

ich sie nur gelegentlich und vereinzelt beobachten konnte; sie ist mir niemals in größerer Menge begegnet. Ein Stadium desselben ist in Fig. C 1 dargestellt. Ihre ovale Gestalt behält sie noch in ihrem erwachsenen Zustande. Der Kern zeichnet sich durch seine besonders dichte Konsistenz aus; er ist scharf vom Plasma umgrenzt, da sein achromatisches Gerüst sehr engmaschig ist. Das

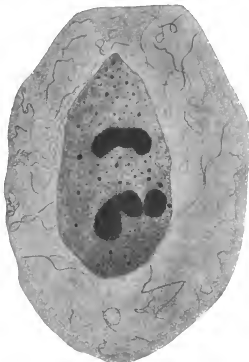


Fig. C 1. *Aggregata ovata.*
Das trophische Chromatin in Form von Fäden ins Plasma übergetreten. 400 : 1.

Caryosom erreicht eine ansehnliche Länge und ist auch sehr dick. Es ist meistens stark gebogen bis geknickt. Beim Zerfall teilt es sich zuerst in mehrere größere Stücke, die ihr Chromatin in Form ganz kleiner Körnchen abgeben. Durch die große Chromatinmenge, die sich in den Kern auflöst und als geformte Körnchen darin verteilt, bekommt er eine sehr dichte Struktur; außerdem fängt er an, sich stark zu färben. Das Trophochromatin wandert aus dem Kern wie bei der vorhergehenden Art in Form von langen Chro-

matinfäden aus, die sich zuerst im Kerne bilden. Im Protoplasma sind sie in großer Menge vorhanden, wo sie regellos verteilt sind. Zuerst sind sie mehr oder minder gerade bis mäßig geschlängelt, später rollen sie sich jedoch immer mehr ein, so das sie bald das Aussehen von Haarwickeln bekommen. In diesem Zustande gehen sie zugrunde, indem sie nach und nach verblassen.

Bei dieser Art ist das Protoplasma von einer außerordentlich dünnen, dafür aber sehr deutlichen Schicht umgrenzt, die eine besondere Ausscheidung des Protoplasma zu sein scheint.

5. *Aggregata jacquemeti.*

Über die Entwicklung dieser Art habe ich (1906a) bereits an anderer Stelle kurz berichtet. Die Beobachtungen darüber stützen sich auf Präparate, die Herr Professor Dr. M. Jacquemet seinerzeit für seine Studien angefertigt hat und die er mir liebenswürdigst zur Verfügung stellte. Leider habe ich diese äußerst interessante Art nicht mehr zum zweitenmal bekommen können. Daher konnte ich ihre Entwicklung nicht lückenlos verfolgen.

Die erwachsenen Tiere zeigen eine Größe von 120—150 μ. Ihr Protoplasma ist sehr fein alveolär, bei keiner zweiten Art sind die Waben so regelmäßig angeordnet. Es ist kein Unterschied in der Anordnung der Maschen an der Peripherie und in der Nähe des Kernes zu konstatieren. Die Oberfläche des Parasiten ist direkt von den ein wenig mehr verdichteten Alveolen abgeschlossen ohne irgend eine Plasmaausscheidung. Es ist zwar eine verhältnismäßig ansehnliche, eine mehr faserige Struktur aufweisende Schicht um den ganzen Parasiten fast immer leicht zu konstatieren, dieselbe ist jedoch, wie dies weiter unten ausführlicher erläutert wird, ein Überrest der Wirtszelle.

Der große Kern zeichnet sich ebenfalls, wie das Protoplasma. durch seine zarte Struktur aus; die Lininfäden sind äußerst regelmäßig angeordnet. Nur bilden sie viel engere Maschen als das den Kern umgebende Protoplasma. Infolgedessen ist hier die Kerngrenze sehr scharf zu sehen, obwohl eine Verdichtung der achromatischen Maschen an der Kernoberfläche nicht zu bemerken ist. Das Caryosom ist sehr dick, etwas verlängert, meistens halbmondförmig gebogen bis geknickt. Mitunter zeigt es eine Differenzierung in eine äußere starke Rindenschicht und eine sich schwach färbende centrale Partie. In den meisten Fällen bleibt diese Differenzierung jedoch aus. Dann zeigt das Caryosom eine stark vacuolisierte Struktur. Allerdings sind die Vacuolen gegen die Mitte zahl-

reicher und größer, wodurch eine Differenz zwischen mittlerer nnd oberflächlicher Partie hervorgerufen wird, nur existiert hier keine scharfe Grenze zwischen den beiden.

Während der Reifung treibt das Caryosom kleine schlauchförmige Chromatinauswüchse, die sich bald abschnüren nnd als größere und kleinere Nucleolen sich überall im Kerne verteilen. Der Zerfallprozeß des Caryosoms kann so stark vor sich gehen, daß die sich ablösenden Chromatinstücke ihm das Aussehen eines Zahnrades verleihen (Fig. 47). Wie bei den anderen Arten, so fallen auch hier die freigewordenen Nucleolen einer weiteren Auflösung anheim; in den meisten Fällen verschwinden sie vollkommen. Dadurch wird der Kern sehr chromatinreich.

a) Reifung der weiblichen Parasiten.

Im weiblichen Parasiten differenziert sich das Geschlechtschromatin im Kern wahrscheinlich auf dieselbe Weise wie bei *Aggr. legeri*. In einem Stadium war es bereits zur Oberfläche des Kernes hingewandert, wo es in der Form eines einfachen Bündels oder eines verzweigten Astes auftrat (Fig. C2). Bald daranf zieht es sich an einer Stelle zusammen und bildet ein lockeres Netzwerk.

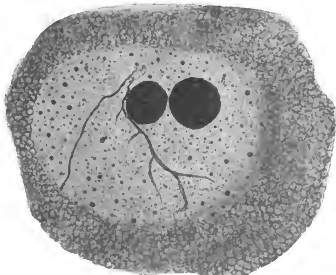


Fig. C2. *Aggregata jacquemeti.*
Der Kern ist angeschnitten, das Geschlechtschromatin in Form eines verzweigten Astes; das Caryosom in zwei Stücke geteilt. 1200 : 1.

Erwähnenswert ist, daß bei den weiblichen Parasiten außerordentlich viel Chromatin in Form von Fäden auswandert, die im Plasma eine sehr starke Strahlung hervorrufen. Allerdings sind die Fäden hier viel kürzer (Fig. C 3).



Fig. C 3. *Aggregata jacquemeti.*
Erste Spindel; die trophochromatischen Fäden rufen im Protoplasma starke Strahlungen hervor. 1000 : 1.

Bemerkenswert ist noch, daß hier bei der ersten Spindel keine Chromosomen gebildet werden; das Chromatin stellt einen Haufen von kleinen Chromatinkörnchen dar, die sich erst bei den nachfolgenden Teilungen immer mehr zu Chromatinsträngen umordnen, bis schließlich sehr schöne Chromosomen zustande kommen.

Bei keiner zweiten Art ist die Plasmastrahlung so deutlich und das Hervorragen der Spindelspitzen über die Oberfläche des Parasiten so stark, wie bei dieser Art. Die Strahleu der ersten Spindel bilden einzelne dicke Fasern, welche zu einem stumpfen Kegel zusammenlaufen, der sich durch Chromatinfarbstoffe intensiv färbt. Der Chromatinhaufen der ersten Spindel wandert zu den Spindelspitzen hin. Bevor jedoch die Trennung desselben in zwei Hälften stattgefunden hat, beginnt der Prozeß der zweiten Teilung, indem

sich die Spitzen der ersten Spindel teilen und gleich darauf auseinanderzurücken beginnen. Da die Teilung der beiden Hälften der ersten Spindel gleichzeitig stattfindet, bekommen wir jetzt zwei neue Spindeln, deren Chromosomen durch einen Chromatinstreifen sich noch in Verbindung befinden. Die Trennung des Chromatins geht so langsam und die Kernteilungen gehen so rasch hintereinander vor sich, daß wir bald eine ganze Anzahl von Spindeln bekommen, die durch Chromatinstreifen miteinander in Verbindung sind. Fig. C4 stellt eine Kombination von drei Schnitten dar, es

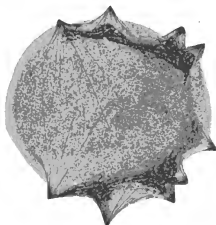


Fig. C4. *Aggregata jacquemeti.*
Kernteilungen; Kombination von drei Schnitten. 800 : 1.

ist also eine etwas schematische Darstellung, hingegen ist ein einziger Schnitt von demselben Tier in Fig. 48 gezeichnet.

Bei sorgfältiger Kombinierung der Schnitte ersieht man, daß eine ganze Anzahl von Kegeln, etwa 10—12, sich in einem kleinen Raum befinden, dann folgen denselben mehrere Schnitte in welchen keine Spindeln (Kegel) zu sehen sind, dann folgen einige Schnitte, auf welchen man wieder etwa so viele Kegel sieht. Daraus ist zu erschließen, daß die Teilungs-(Spindel-)Kegel in zwei durch einen freien Raum getrennten Gruppen konzentriert sind. Diese Tatsache deute ich in dem Sinne, daß, nachdem sich die erste Spindel geteilt hat, die beiden Spindelhälften in entgegengesetzte Richtungen auseinanderrücken, indem sie zwei Centren neuer Teilungen gebildet haben und aus sich die vielen Spindeln hervorgehen ließen.

Diese stärkere Gruppierung der Spindeln an einzelne Stellen spricht andererseits zugunsten der Annahme, daß die beim Zerfall des Kerns aus denselben heraustretenden Chromatinfäden, welche die Plasmastrahlung hervorrufen, zugrunde gehen, ohne gemeinsame Sache mit der Kernteilung zu machen.

Ich habe die Entstehung der die erste Spindel bildenden Fasern nicht beobachtet, zweifle jedoch nicht daran, daß sie ähnlich wie bei den übrigen Arten, wo ich die Verhältnisse genau beobachten konnte, aus dem achromatischen Liningerüst des Kernes ihre Entstehung nehmen.

Es fragt sich nun, durch welche Kraft sie hier, sowie bei den anderen Arten über die Oberfläche des Parasiten so stark kegelförmig herausgedrängt werden. Da ich sie mehr oder minder stark vorragend bei allen Arten beobachtet habe, bei manchen auch im lebenden Zustande, so ist eine Annahme, daß wir es hier mit pathologischen Erscheinungen zu tun haben, oder daß diese Bilder durch

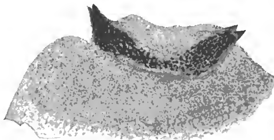


Fig. C5. *Aggregata jacquemeti.*
Kernteilung. Die Strahlungskegeln haben sich zur nächsten Kernteilung vor dem Ablauf der vorhergehenden gespalten. 1000 : 1.

Schrumpfung bei der Fixierung hervorgerufen werden, kaum stichhaltig; sollte es sich um Schrumpfungsbilder handeln, so müßten nicht die Strahlungen allein über die Oberfläche hervorragen (Fig. 49), sondern sie müßten von einer mehr oder minder starken Plasmaschicht überzogen sein, was ich niemals beobachten konnte.

Obwohl die Spindelspitzen bei dieser Art sich viel stärker färben als die übrigen Teile, habe ich auch hier kein Centriol sehen können. Es ist vielleicht eine stärkere Konzentration des Chromatins in gelöstem Zustande vorhanden, die diese Färbbarkeit hervorruft, da bei starker Differenzierung die ganze Spitze entfärbt wird; es bleiben zwar einzelne stärker gefärbte Flecken übrig (Fig. 49),

die jedoch vollkommen verschwinden, sowie die Entfärbung noch weiter getrieben wird. Man sieht dann die Fasern direkt zusammenlaufen. Bei den späteren Teilungen schwächen sich die Strahlungen bedeutend ab. Außerdem wird der vorspringende Kegel viel schwächer und niedriger. Hingegen ist das Chromatin verhältnismäßig in viel größerer Menge vorhanden und bildet bei der Teilung undeutliche Reihen (Fig. 48). Auch hier teilt sich das Centrosom oder besser der Strahlungskegel viel früher, bevor noch die vorangehende Teilung zu Ende geführt ist, was aus derselben Figur, sowie aus der Fig. C5 ersehen werden kann.

Manchmal beobachtet man auch Tiere, deren Kerne mit einer kegelförmigen Verjüngung über die Oberfläche des Parasiten hervorragen. Das Chromatin ist in dem zugespitzten Kernteil bedeutend stärker verdichtet als in dem übrigen Teil. Beim Beginn der Kernteilung zieht sich jedoch das Chromatin aus der Verjüngung zurück; es bleiben noch ein oder zwei Chromatinstäbchen zurück, welche die Rolle eines Centrosoms übernehmen. Das die Stäbchen umgebende Protoplasma ist deutlich strahlenförmig umgeordnet (Fig. C6).

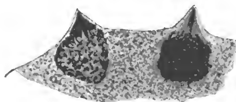


Fig. C6. *Aggregata jacquemeti.*
Kernteilungen. Zwei Stäbchen sondern sich von der Hauptchromatinmasse ab und übernehmen die Rolle des Centrosoms. 1000 : 1.

Gelegentlich habe ich die erste Spindel bei einem Parasiten beobachtet, der sicherlich zu einer anderen Art gehört; ich stelle diese Art jedoch vorläufig zu *Aggregata jacquemeti.* Dieselbe zeichnet sich dadurch aus, daß das Chromatin frühzeitig sich in deutliche Chromosomen ordnet, die bereits bei der ersten Spindel auseinanderrücken und sich vollkommen trennen. Die Protoplasmastrahlung scheint mir auch etwas schwächer ausgebildet zu sein (Fig. C7). Um die Chromosomen herum ist eine stärkere Anhäufung von chromatischer Substanz vorhanden. Ob sie direkt zur Bildung der Chromosomen verwendet wird oder noch ein Überrest des zerfallenden Kernes ist, ist infolge des Mangels an korrespondierenden weiteren Stadien nicht mit Sicherheit zu ersehen.

b) Reifung der männlichen *Aggregata jacquemeti.*

Bei den männlichen Parasiten von *Aggregata jacquemeti* löst sich das Caryosom während der Reifung vollkommen auf. Im Kern bleiben noch mehrere nucleolenähnliche größere Körner übrig, die in ihrer Mitte einen sich schwach färbenden Fleck zeigen. Diese Nucleolen vermindern sich an Zahl und an Größe, da sie ständig ihr Chromatin an ihre Umgebung abgeben, was man daraus erschließen kann, daß sie meistens von einem sich dichter färbenden Hof umschlossen sind.

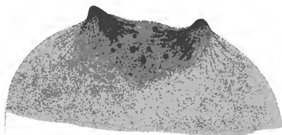


Fig. C 7. *Aggregata jacquemeti.*
Die erste Spindel. (Ein Teil vom Parasiten.) 800 : 1.

Das interessanteste bei der Kernteilung dieses Parasiten ist, daß zuerst mehrere Centrosomen (Centriolen) im Plasma auftreten, die sich durch ihre besondere Größe auszeichnen; manche von ihnen stellen ganz kurze Stäbchen dar. In der Regel rücken sie zur Peripherie, wo sie sich ganz an der Oberfläche des Parasiten regelmäßig voneinander entfernt verteilen. Sie rufen ausgeprägte Strahlung im Protoplasma hervor. Es ist sehr leicht zu verfolgen, wie das Protoplasma seine regelmäßige Wabenstruktur verliert. Die Maschen verlängern sich zuerst in der Richtung des Centriols, wodurch eine sehr feine radiäre Anordnung derselben angedeutet wird. Bald darauf verschwinden die Querverbindungen zwischen den angedeuteten Strahlen, wodurch die radiäre Struktur noch mehr hervortritt und sich bald zu einem außerordentlich klaren und scharfen Strahlensystem umwandelt (Fig. 50).

Jedes sich an der Oberfläche des Parasiten befindende Centriol stellt ein Strahlungscentrum dar, von dem die Strahlen nach innen auseinandergehen und sich bis zur Oberfläche des Kernes erstrecken; manche dringen sogar hinein. Es gelang mir leider nicht, festzu-

stellen, woher diese Centriolen stammen. Ich halte es für das wahrscheinlichste, daß sie direkt aus dem Kern herauswandern, jedoch ist es nicht sicher, auf welche Weise diese Auswanderung geschieht. Es ist leicht möglich, daß sie als ein Chromatinkörnchen aus demselben auswandern und erst im Plasma eine wiederholte Teilung derselben stattfindet. Daraus würde die größere Anzahl von Centrosomen (Centriolen) resultieren. Nicht ganz ausgeschlossen ist es jedoch, daß sie gleich von Anfang an in einer größeren Anzahl im Protoplasma zum Vorschein kommen.

Beim Beginn der Teilung treibt der Kern in die Richtungen der Strahlungen stumpfe Fortsätze aus, wodurch er seine scharf umschriebene Gestalt verliert. Gleichzeitig dehnt er sich in einer Richtung stärker aus, wodurch er eine verlängerte Form bekommt. Dabei behält er aber seine scharfe Umgrenzung bei (Fig. 50). Die lappenförmigen Kernauswüchse werden immer länger, wodurch sie ganz in die Nähe der Centriolen anlangen. Gleichzeitig treten an einzelnen Stellen am Kern tiefere Einschnürungen auf, die sich allmählich verstärken und den Zerfall des Kernes in mehrere Stücke herbeiführen. Letztere bleiben jedoch noch lange Zeit durch schmale Kernpartien miteinander in Verbindung. Jedes Centrosom bemächtigt sich eines freiwerdenden Kernstückes und zieht es zu sich hin.

Auch bei dieser Art färbt sich der Kern um diese Zeit und später mit basischen Chromatinfarbstoffen fast gar nicht. Außerdem lösen sich alle größeren und kleineren Chromatinkörnchen vollkommen auf, so daß der Kern nur aus äußerst feinen staubförmigen Körnchen besteht. Infolgedessen wird er bei oberflächlicher Beobachtung leicht übersehen.

Bei den vorgeschrittenen Teilungen bilden sich immer mehr größere Körnchen, die, zuerst gleichmäßig im Kern verteilt, sich später jedoch immer mehr in Reihen ordnen und ein Chromatinnetz zustande bringen. Gleichzeitig fangen die Kerne an, sich wieder stark zu färben. Zuerst ist ein Korn im Kern zu sehen, das sich durch seine Größe und starke Färbbarkeit von der Umgebung hervorhebt. Dasselbe spielt bei den späteren Teilungen vielleicht die Rolle eines Centrosoms. Gegen das Ende der Kernvermehrung bilden sich sehr deutliche, aus einzelnen Körnchen bestehende Chromosomen, die nach jeder Kernteilung in ein Knäuelstadium übergehen. Das Centrosom ist deutlich zu sehen, die von ihm hervorgerufene Strahlung während der Teilung ist jedoch nur schwach. Auch jetzt ragt die Spindelspitze kegelförmig hervor wie bei den Anfangs-

teilungen, nur ist sie jetzt von einer dünnen Plamaschicht überzogen (Fig. 52).

Das ist die einzige von mir beobachtete Art im *Octopus*, die ein Centriol auf das deutlichste aufweist.

Daß ein Centriol bei den vorher beschriebenen Arten wirklich nicht vorkommt, schließe ich auch daraus, daß in denselben Präparaten gleichzeitig mit *Aggr. jacquemeti* eine andere Art mit 8 Sporozoiten vorkommt, bei der ebenfalls kein Centriol zu sehen ist (Fig. 53). Hingegen ist bei einer dritten Art, bei der ich jedoch die Anfangsteilungen nicht beobachten konnte, an der stark ausgezogenen Spitze ein stärker sich färbendes Korn wahrzunehmen, von dem nach außen ein Stäbchen hervorragt und das bei der Teilung wie ein Centrosom wirkt, indem es sich zuerst teilt (spaltet); die beiden Hälften rücken auseinander und die Durchschnürung des Kernes beginnt (Fig. 54 u. 55). Ziemlich in der Mitte des Kernes ist außerdem regelmäßig ein größeres Chromatinkorn zu beobachten, über dessen Rolle ich mir keine Klarheit verschaffen konnte. Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch Fig. 55 beigeben, wo 3 Kerne dargestellt sind. In dem einen, sich in Ruhe befindenden Kern ist ein in drei scharfe Stäbchen oder besser Dörnchen auslaufendes Centrosom vorhanden, von denen das eine nach außen hervorragt. Der zweite Kern ist in Teilung begriffen; das Centrosom hat sich bereits der Länge nach gespalten. Die inneren Enden sind noch in Verbindung. Beim dritten Kern hat sich schon eine Spindel gebildet, in welcher das Chromatin sich in Reihen geordnet hat, die zu den beiden Spindelenden zusammenlaufen, ähnlich wie die achromatischen Fäden einer mitotischen Spindel bei den Metazoen.

Im folgenden will ich eine kurze Beschreibung mehrerer Arten geben, welche ich zuerst als zu *Aggregata légeri* zugehörige Stadien betrachtet habe. Erst durch die genaue Beobachtung habe ich mich genötigt gesehen, sie zu trennen und als eigene Arten zu behandeln. Doch will ich gleich bemerken, daß ich für manche Stadien oft in der größten Verlegenheit war, zu welcher Art ich sie zurechnen müsse. Insbesonders gilt dies für manche im Perlenstadium befindlichen Bilder. Reine Infektionen hätten sicherlich bei der Teilung der Arten keine so großen Schwierigkeiten gemacht. Da mir aber nur Mischinfektionen zur Verfügung standen, war ich bemüht, Schritt für Schritt die histologischen Veränderungen im Kern und Protoplasma zu verfolgen und die unmittelbar aneinanderschließenden Stadien als zusammengehörig zu betrachten. Ferner ist mir der

Umstand sehr zugute gekommen, daß in den verschiedenen Octopus diese oder jene Art weit stärker vertreten war als die übrigen, bei welchen man die überhandnehmende Art leichter studieren konnte. Bei der Aufstellung dieser Arten waren die während der Reifung und während der ersten Kernteilungen auftretenden Verschiedenheiten maßgebend. Diese Arten führe ich wegen der interessanten Kernbilder und noch der Vollständigkeit halber an. Erst die weitere Forschung soll die weiteren Entwicklungsstadien feststellen. Während des Wachstums war es mir unmöglich, sie zu unterscheiden; sie sehen ähnlich wie *Aggregata légeri* aus, der Unterschied ist so gering, daß ich mir hier die Mühe ersparen möchte, eine genaue Beschreibung zu geben, außerdem würde die Arbeit zu umfangreich werden. Andererseits ist diese Verschiedenheit für die Aufgabe, die ich mir in dieser Abhandlung gestellt habe, nicht bedeutungsvoll.

6. *Aggregata labbéi n. sp.*

Bei dieser Art löst sich das Caryosom vollkommen auf. Ein Teil seines Chromatins bleibt in gelöstem Zustande im Kerne selbst und ruft seine ziemlich gleichmäßige Struktur hervor; das Wabenwerk ist oft ganz verdeckt.

Die Haupteigentümlichkeit dieser Art besteht darin, daß das auswandernde Chromatin (allem Anschein nach Trophochromatin) im Protoplasma mehr oder minder lange Fäden bildet, welche starke Strahlungen hervorrufen. Dabei ist zu bemerken, daß das Chromatin hier nicht wie bei *Aggregata reticulosa* in geformten Fäden aus dem Kern austritt, sondern, wie es scheint, in gelöstem Zustande verläßt. Während der Reifung verliert der Kern seine glatten Umrisse, indem er überall an seine Oberfläche mehr oder minder lange, zipfelförmige Auswüchse bildet, die sich von der Hauptmasse ablösen und sich im Protoplasma verteilen. Die meisten derselben rufen, während sie noch in Verbindung mit dem Kern stehen, eine von ihrer Spitze ausgehende Strahlung im Plasma hervor, welche bedeutend stärker wird, sobald sich diese Chromatinpartien vom Kern losgelöst und im Protoplasma eine fadenförmige Gestalt angenommen haben. Es fragt sich nun, auf welche Weise die Strahlung hervorgerufen wird. Es ist leicht möglich, daß diese Chromatinfäden mit einer bestimmten Kraft der Peripherie zustreben; sie müssen sich da durch das Protoplasma ihren Weg bahnen. Infolgedessen reißen sie die Wabenstruktur mit, wodurch ihre strahlenförmige Umordnung hervorgerufen wird. In einem solchen Falle ist

die Ursache der Strahlung rein mechanischer Natur. Andererseits ist aber die zweite Möglichkeit gegeben, daß ein Stoffwechselaustausch zwischen Chromatinfäden und Protoplasma stattfindet, indem erstere Teilchen ihrer Substanz in gelöstem Zustande dem letzteren abgeben, wodurch eine Strömung entsteht, als deren Folge die strahlenförmige Umordnung der Wabenstruktur hervorgerufen wird. In diesem Falle wird es sich dann nm eine mehr dnrch chemische Ursachen hervorgerufene Erscheinnng handeln. Wir sind geneigt, der letzteren Möglichkeit die größte Wahrscheinlichkeit einznräumen, Der Umstand, daß. noch die über die Kernoberfläche hervorspringenden Zipfel Strahlungen hervorrufen können, spricht zugunsten dieser Annahme. Es soll noch an dieser Stelle hervorgehoben werden, daß sich diese Fäden schwach durch verschiedene Farbstoffe tingieren, erst mit Eisenhämatoxylin werden sie sehr gut gefärbt. In dieser Hinsicht stimmen sie mit den Centriolen überein.

Diesen Chromatinfäden scheint jedoch keine weitere Bedeutung zuznkommen, da sie in kurzer Zeit zugrunde gehen, indem sie sich vollkommen auflösen. Sie verlieren immer mehr an Färbbarkeit bis sie vollkommen verschwinden. Meistens rollen sie sich ein, oft zerfallen sie aber anch in kleinere Stücke. Ihr Vermögen, das Protoplasma strahlig nmzuordnen, scheint von keiner sehr langen Dauer zu sein, da sie oft in den vorgeschrittenen Stadien herumliegen, ohne dabei von einer Strahlung nmgeben zu sein.

Geformtes Chromatin (in Form von Körnchen) ist im Kern in einer sehr begrenzten Menge vorhanden; reichlicher ist das Chromatin in gelöstem Zustande vorhanden. Daher färbt sich der Kern mit basophilen Farbstoffen schwach, um so größer ist seine Neigung zu saueren Farbstoffen, wodurch er scharf von dem grobgranulären Protoplasma hervortritt.

Seine Teilung wird dadurch eingeleitet, daß er zur Oberfläche des Parasiten hinwandert nnd oft in enge Berührung mit ihr kommt. Während dieser Wanderung bildet er oft starke Auswüchse, welche ihm eine lappige Form verleihen. Oft scheidet er auch Vacuolen ab, anf deren Natur ich jedoch an anderer Stelle weiter unten ausführlich eingehen werde.

Die Entstehung des Geschlechtschromatins habe ich nicht gnt verfolgen können. Gewöhnlich fand ich einen Hanfen von Chromatinkörnchen in der Nähe der äußeren Kernoberfläche. Um ihn herum sind in der Regel längere und kürzere Chromatinstäbchen zu sehen, ferner ein dunklerer Fleck, die als letzte Überreste des aufgelösten Caryosom angesehen werden dürfen (Fig. 56). Analog

der *Aggregata legeri* ist nach außen von den kugelförmigen Chromosomen die Anlage der ersten Spindel in Form einer stärkeren Verdichtung der Lininfäden an dieser Stelle zu sehen. Die erste Spindel wird ganz genau auf dieselbe Weise gebildet, der Hauptunterschied besteht darin, daß die Spindelspitzen hier nicht über die Oberfläche des Parasiten hervorragen, sondern die ganze Spindel flach an die Oberfläche angelegt ist, wie dies aus Fig. 56 sehr deutlich ersehen werden kann.

Der Kern löst sich weiter auf, doch gewinne ich der Eindruck, als ob um die erste Spindel herum ein ganz kleiner Teil von ihm erhalten bleibt und sich auf die Tochterkerne verteilt. Sicher kommt diesem Kernrest eine ernährende Funktion zu, indem er das Chromatin für die sich teilenden Chromosomen in geeignetem Zustande zuführt. Leider habe ich die weiteren Stadien nicht beobachten können.

7. *Aggregata schneideri n. sp.*

Diese Art habe ich lange Zeit zu *Aggr. légeri* gerechnet, erst zuletzt habe ich mich entschlossen, sie von derselben zu trennen. Das Aussehen der beiden Arten ist während der Wachstumsperiode ganz dasselbe. Das Caryosom erfährt auch hier eine ebenso üppige Entfaltung. Der Unterschied zeigt sich erst während der Reifung. Derselbe besteht darin, daß hier keine Anhäufung von größeren Nucleolen stattfindet, aus denen dann die die Chromosomen liefernden Chromatinfäden entstehen. Doch findet auch hier eine stärkere Ansammlung von kleinen Chromatinkörnchen statt, aus denen sich die letzterwähnten Fäden herausdifferenzieren. Sie wandern zur Oberfläche hin, wo sie sich zur Bildung eines bedeutend festeren Bündels vereinigen, das sich dabei um seine Längsachse dreht. An seinen beiden Enden sind die ihn zusammensetzenden Fasern leicht zu unterscheiden, da sie hier locker sind, ja sehr oft laufen sie auseinander.

Nachdem sich das Bündel wieder gelockert hat, verkürzen sich seine Fasern in der Nähe der Oberfläche des inzwischen zur Peripherie hingewanderten Kernes. Zu derselben Stelle wandert auch das Caryosom hin, wo es mehrere starke Umbiegungen macht. Im Gegensatz zu *Aggr. légeri* kommt der Kern hier nicht in Berührung mit der Oberfläche des Parasiten, sondern bleibt in gewisser Entfernung. Gerade an dieser Stelle tritt eine strahlige Umordnung des Protoplasmas ein. Alle Radien laufen in einen Punkt an die

Oberfläche des Parasiten zusammen (Fig. 58). Wie es scheint, stellt diese Strahlung die Anlage der ersten Spindel dar. Ein Centriol ist nicht zu bemerken. Das Geschlechtschromatin, das die Form eines Haarwickels aufweist, verdichtet sich noch mehr und bildet undeutlich differenzierte Chromosomen. Gleichzeitig hiermit wird auch die Kernteilung eingeleitet, indem sich die Spitze der Strahlung spaltet, wodurch zwei neue Strahlungscentren entstehen (Fig. D1).

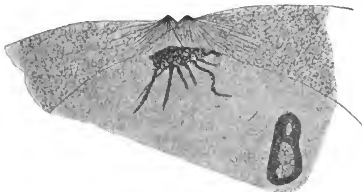


Fig. D1. *Aggregata schneideri.*
Ein Teil vom Parasiten mit der ersten Spindel. 1000 : 1.

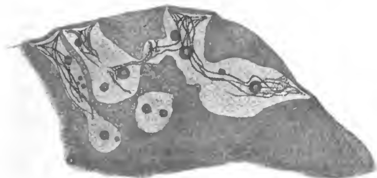


Fig. D2. *Aggregata schneideri.*
Anfangsstadien der Kernteilung. 800 : 1.

Während der Umwandlung des Geschlechtschromatins findet die Auflösung des Caryosoms statt, welche auf dieselbe Weise vor sich geht, wie bei *Aggregata légeri.* Es zerfällt in einzelne Stücke, welche teilweise ins Protoplasma übertreten, teilweise im Kern ver-

blieben und einer langsamen Anflösnng anheimfallen. Gleichzeitig hiermit beginnt die Zerstörnng des Kernes indem einzelne Partien von ihm weggerissen und im Protoplasma aufgelöst werden. Doch wird hier nicht der ganze Kern aufgelöst, vielmehr bleibt von ihm eine kleine Partie nm die Chromosomen herum erhalten, welche sich durch ihre große Armut an Chromatin anszeichnet. Es sind nur mehrere kleine Nucleolen darin zerstreut zu sehen. Fig. 59 stellt die erste Spindel dar, wo die meisten Chromosomen bereits getrennt um die beiden weit auseinander gerückten Spindelpole gruppiert sind. Nur einige Chromosomen verlaufen von einem Spindelpol bis znm anderen. Alle Chromosomen sind von einer helleren, chromatinfreien Partie nmhüllt, die den Überrest des riesigen Kernes darstellt. Durch Eindringen von schmalen Plasmastreifen in letzteren hinein, werden von ihm noch weitere Partien abgespalten, welche möglicherweise aufgelöst werden, oder sie werden durch Teilnng der neuentstehenden Kerne zugegeben. Schließlich will ich noch Fig. D2 anführen, welche ein Stadinm darstellt, wo der Kern in mehrere Partien zerfallen ist, die meisten von denselben stehen jedoch noch, wie dies aus dem nächstfolgenden Schnitte der Serie ersehen werden kann, mit einander in Verbindung.

Die Polstrahlung ist sehr zart; znr Bildung von dicken Fasern, wie bei der anderen Art, kommt es nicht. Daher verschwinden die Strahlungen in den vorgeschrittenen Kernteilungen des Perlenstadiums fast vollkommen.



Fig. D3. *Aggregata schneideri.*
Anfangsstadien der Kernteilung. 800 : 1.

Hier will ich noch auf Fig. D3 aufmerksam machen, welche möglicherweise zu derselben Art gehört; wahrscheinlich ist es jedoch, daß sie ein Stadium einer anderen Art ist, von der ich jedoch keine weiteren Stadien finden konnte. Die Kernteilnng ist etwas weiter vorgeschritten. Der Hauptunterschied besteht darin, daß es zur Bildung von Chromosomen noch nicht gekommen ist.

Das Chromatin bildet undeutliche Fäden, welche eine Art chromatisches Gerüst bildend, sich ziemlich gleichmäßig in den Kernen verteilen. Es sind mehrere größere und kleinere Nucleolen in den einzelnen Kernen zerstreut. Die die Spindel darstellenden Strahlungen sind hier ebenfalls sehr zart. Den Umfang der Tochterkerne in Betracht ziehend, müssen wir eine sehr starke Reduktion des Parasitenkernes vor dem Begiun der Teilung annehmen.

8. *Aggregata siedleckii n. sp.*

Diese Art, die mir in ziemlich reichlicher Menge zu Gesicht kam, will ich nur mit kurzen Worten erwähnen und nur die Haupteigentümlichkeiten hervorheben.

Der Hauptunterschied besteht darin, daß es zu einer Differenzierung des Geschlechtschromatins zu Fäden, die sich ihrerseits zur Bildung von einem Bündel vereinigen, nicht kommt.

Der Kern macht seine Reifung durch, die darin besteht, daß das Caryosom vollkommen aufgelöst wird. Es bleiben nur kleinere Körnchen von ihm übrig, die sich überall im Kerne verteilen. Der größte Teil des Chromatins wandert in das Protoplasma über. Die im Kerne übrig gebliebene Menge ordnet sich in Reihen und ruft ein breites Gerüstwerk hervor. Der Kern wandert zur Peripherie des Parasiten und kommt in breite Berührung mit seiner Oberfläche. Es zeigt sich nun eine ausgesprochene Tendenz, daß die das Kerngerüst bildenden Chromatinzüge zu einem Punkte der Parasitenoberfläche hinlaufen, wie wenn sie deutliche Radien (Chromosomen) bilden möchten.

Während der Bildung des chromatischen Gerüstes hat der Kern eine bedeutende Reduktion erfahren, die durch die starke Auswanderung von Chromatin, ferner durch Ablösung einzelner Teile von ihm herbeigeführt wird. Unserer Ansicht nach ist diese Verkleinerung des Kernumfanges als eine Ausscheidung des trophischen Chromatins zu deuten, welche letztere uns in dem abgestoßenen Kernteil gegeben ist; das Idiochromatin wird von dem reduzierten übrig gebliebenen Kern repräsentiert. Anstatt daß es sich zu Chromatinfasern herausdifferenziert, verteilt es sich im Kerne selbst und vermehrt sich sehr stark, so daß es bald den reduzierten Kern ausfüllt und das weitmaschige Gerüst bildet.

Zur Teilung zerfällt der reduzierte Kern auf einmal in mehrere an Größe variierende Stücke, welche in Berührung mit der Peripherie des Parasiten bleiben. Zuerst stehen sie durch schmale Kernbrücken

miteinander in Verbindnng, welche jedoch bald dnrchreißen. Fig. E 1 stellt gerade das Stadium dar, wo der Kern eben im Begriff ist, sich in mehrere Tochterkerne abzuschnüren. Es ist möglich, daß die Kernteilung von seiner mit der Parasitenoberfläche in Berührung stehenden Seite beginnt, indem die die Teilnng herbeiführenden Einbuchtungen von dieser Stelle ans beginnen. Dieser Teilnngsmodus des Kernes setzt sich ziemlich lange fort. Erst gegen das Ende des Vermehrungsprozesses ordnet sich das Chromatin der Tochterkerne in deutliche Reihen, bis znr Bildnng echter Chromosomen um, welche in einem Punkte, wo der Kern in Berührung mit der Oberfläche des Parasiten steht, zusammenlaufen. Die Kernvermehrung geht weiter von diesem Pnnkte aus, indem die zusammenlanfenden Chromosomen sich spalten und auseinander rücken. Unmittelbar daranf folgt die Durchschnürung des Kernes.

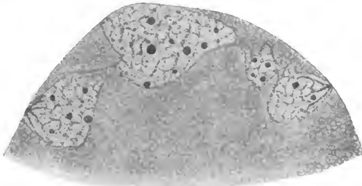


Fig. E 1. *Aggregata siedleckii.*
Anfangsstadien der Kernteilung. 800 : 1.

Die Kernvermehrnng wird also anch hier von einer Ansscheidnng des trophischen Chromatins eingeleitet. Ein unbedeutender Unterschied besteht nur darin, daß sich das Geschlechtschromatin nicht vollkommen trennt, sondern in einem Teil des Kernes bleibt nnd sich dort gleichmäßig verteilt. Hier vermehrt es sich auf dessen Kosten, indem es das in ihm eingeschlossene (enthaltene) trophische Chromatin in Geschlechtschromatin umarbeitet.

Das Merkwürdige ist, daß es hier nicht znr Bildnng von Spindelstrahlung kommt. Das achromatische Gerüst weder des Protoplasmas, noch des Kerns erfährt irgendwelche Verändernngen. In dieser Hinsicht haben wir drei nahe verwandte Arten, bei welchen ganz ver-

schiedene Verhältnisse existieren. Bei *Aggr. légeri* wird zur Bildung der ersten Spindel ein Teil des achromatischen Kerngerüstes verwendet. Bei *Aggr. schneideri* wird die erste Spindel vom achromatischen Gerüst des Protoplasmas selbst geliefert und bei *Aggr. siedleckii* kommt es überhaupt nicht zur Bildung einer Spindel.

Manchmal habe ich einen ganz anderen Modus von Sporoblastenbildung beobachtet, der obwohl sicherlich anormal, so interessant ist, daß es mir der Mühe wert erscheint, ihn in Kürze zu schildern. Bei der Durchmusterung einer großen Anzahl von Präparaten sieht man manchmal Parasiten, deren Kern zwar seine bedeutende Größe bewahrt hat, durch seine Struktur jedoch gleich in die Augen springt. Er besteht aus vielen Chromatinstäbchen, die nach allen Richtungen verlaufen. Indem sie durch quere Chromatinbälkchen miteinander anastomosieren kommt ein scharfes, weitmaschiges Gerüstwerk zustande (Fig. E 2).



Fig. E 2. *Aggregata siedleckii.*
Der Kern hat die Form eines chromatischen Gerüstes; Abschnürung von Tochterkernen; Bildung von Macrogameten. 1000 : 1.

Außerdem sieht man im Protoplasma viele Kerne von derselben Struktur überall zerstreut, die eine verschiedene Gestalt und

Größe aufweisen. Andere Kerne sieht man, die noch in Verbindung mit der Hauptmasse des Kernes durch eine schmale Chromatinbrücke stehen. Gerade auf der gezeichneten Figur E 2 sind genau drei solche Tochterkerne zu sehen, die perlschnurartig hintereinander gereiht sind und nur durch schwache Chromatinstreifen miteinander in Verbindung stehen. Der innerste befindet sich noch durch eine breite Chromatinbrücke mit dem großen Kern in Verbindung. Außerdem sieht man einen Hohlraum, in welchem bereits zwei fertige normalaussehende Sporoblasten (Macrogameten) zu sehen sind; drei andere sind hingegen noch in Abschnürung begriffen. Manchmal sieht man auch an der Oberfläche solche in Bildung begriffene Sporoblasten. Außerdem sind im Präparat eine große Anzahl von fertigen Sporoblasten wahrzunehmen, die ringsherum die große Masse umlagern, die ich jedoch beim Zeichnen weggelassen habe. Die meisten von ihnen haben die normale Sporoblastengröße, andere sind doppelt bis vierfach so groß. Manche von den großen Sporoblasten sind in Teilung begriffen.

Es ist nicht schwer zu erraten, wie diese Bilder zustande gekommen sind. Der große spongiöse Kern schnürt durch Knospung größere und kleinere Kerne ab, die sich überall ins Plasma verteilen. Die letzteren teilen sich ihrerseits auf direkte Weise, indem sie sich in zwei oder mehrere Stücke zerschnüren bis schließlich die definitiven Sporoblastenkerne gebildet sind. Diese letzteren umgeben sich mit einer Protoplasmapartie und individualisieren sich vom übrigen Körper. Wenn auf diese Weise mehrere solche Sporoblasten im Innern gebildet werden, entsteht ein Hohlraum, den ich als Bruthöhle bezeichnen will. Indem die letztere eine Kommunikation mit der äußeren Umgebung bekommt, gelangen die fertigen Sporoblasten nach außen. Durch innere und oberflächliche Knospung werden immer mehr Sporoblasten gebildet. Hand in Hand mit diesem Prozeß verkleinert sich die Hauptmasse des Parasiten und der sich darin befindende Hauptkern. Entsprechend ihrer Genese haben auch die Sporoblastenkerne im Anfang eine andere Struktur als gewöhnlich. Sie bestehen nicht aus einzelnen Chromatinkörnchen, wie die normal gebildeten Sporoblastenkerne, sondern aus einem Chromatingerüst; außerdem sind sie verhältnismäßig kleiner. Die mehrfach größeren Sporoblasten reduzieren sich durch direkte Teilung zu der normalen Größe. Es teilt sich zuerst der Kern auf direkte Weise in zwei. Zu diesem Zwecke zieht er sich etwas in die Länge, bald darauf entsteht in seiner Mitte eine Einschnürung, die immer tiefer herumgreift, bis die beiden Kerne, nachdem ihre Verbindung in der

Mitte durchgerissen ist, sich voneinander trennen (Fig. E 3—4). Hierauf setzt die Protoplasmateilung ein, die auf dieselbe Weise vor sich geht, wie die Kernteilung, d. h. es bildet sich eine Einschnürung auf der Oberfläche des Protoplasmas, die immer tiefer wird, bis die beiden Hälften getrennt sind.

Sehr oft findet eine Kernteilung statt, ohne daß derselben eine Protoplasmateilung folgt. In einem solchen Fall weisen die Sporoblasten zwei Kerne auf (Fig. E 5 u. 6). Das Schicksal solcher Sporoblasten habe ich leider nicht verfolgen können. Manchmal unterbleibt die Teilung der großen Sporoblasten; infolgedessen bekommen wir Sporocysten, die sich durch ihre Größe auszeichnen und gleich in die Augen springen.

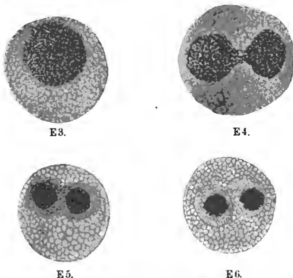


Fig. E 3—6. *Aggregata siedleckii.* Verschiedene Kernteilungsstadien. 1500 : 1.

Sehr oft sind diese Sporoblasten anormal, krankhaft aussehend; sie stellen ihre weitere Entwicklung ein und degenerieren. Ihr Kern zerfällt in kleine Körnchen die sich weiter auflösen, so daß die Sporoblasten keinen Kern mehr besitzen. Von demselben ist nur noch ein sich stärker färbender Fleck zu sehen, der allmählich ins übrige Protoplasma übergeht. Bei der weiteren Degeneration löst sich auch dieser Chromatinfleck, so daß der Sporoblast jetzt eine gleichmäßige Färbung aufweist, die jedoch von einem schmutzigen Ton begleitet ist.

Von hohem Interesse ist zu wissen, wie eigentlich der große Kern eines anormal sich entwickelnden Parasiten zustande kommt; denn er ist doch derjenige, der durch Knospung die Sporoblastenkeime liefert, welche bei normaler Entwicklung dem Geschlechtschromatin ihre Entstehung zu verdanken haben.

Einmal ist es möglich, daß der funktionierende Kern am Ende der Wachstumsperiode seine Struktur umformt, indem zur Bildung des Gerüstes das vorhandene Chromatin verwendet wird. Dann hätten wir es mit einem Falle zu tun, wo das Trophochromatin in Idiochromatin verwandelt wird, dadurch verwischt sich der prinzipielle Unterschied zwischen beiden Chromatinarten.

Es ist aber auch eine zweite Möglichkeit gegeben, die darin besteht, daß der Kern das trophische Chromatin erst zugrunde gehen läßt, es bleibt nur das Chromatin, das die Chromosomen der ersten Spindel zu bilden bestimmt ist. Zur Bildung der letzteren und zur weiteren Teilung kommt es jedoch infolge krankhafter Verhältnisse nicht, sondern das Chromatin fängt zu wachsen an, es treibt nach allen Seiten Chromatinbalken hervor, die sich miteinander verflechten, bis das Chromatin zu der für die Bildung der Sporoblastenkerne nötigen Menge herangewachsen ist, um dann durch Sprossung die weitere Kernvermehrung hervorzurufen. In einem solchen Fall kommt diese eigentümliche Kernvermehrung in keinen Widerspruch mit der Duplizität der chromatischen Substanz.

Leider ist diese Erscheinung zu selten zu beobachten, außerdem sind die Anfangsstadien kaum zu erkennen; erst in ihrem fortgeschrittenen Zustand sind sie leicht in die Augen springend.

9. *Aggregata duboscqi n. sp.*

Diese Art habe ich nach Präparaten studiert, welche mir Herr Professor Duboscq liebenswürdigst zur Verfügung stellte. Sie gehört zu den mittelgroßen Arten. Im erwachsenen Zustande erreicht sie eine Größe von 110—130 μ und eine Breite von 80—100 μ. Für gewöhnlich hat sie eine unregelmäßige Gestalt. Das Protoplasma ist sehr fein wabig, bis granuliert. Der Kern selbst erreicht im Vergleich mit dem ganzen Parasiten eine beträchtliche Größe. Das in ihm vorhandene Chromatin besteht aus äußerst feinen Körnchen, welche sich darin überall gleichmäßig verteilen und demselben ein fein granuläres Aussehen verleihen. Die wabige Struktur tritt äußerst selten zum Vorschein. Das Caryosom ist immer von runder Gestalt und verhältnismäßig klein. Eine Scheidung in eine äußere

Rindenschicht (Basichromatin) und in eine innere Partie (Oxychromatin) ist nicht vorhanden. Vielmehr durchsetzt das Basichromatin das ganze Caryosom in Form von stärkeren und feineren Balken, wodurch ein chromatisches Gerüst hervorgerufen wird, zwischen dessen Balken uns das Plastin in Form von größeren und kleineren Vacnolen entgegentritt. Es werden vollkommen ähnliche Bilder hervorgerufen, welche uns an Metazoeneiern bekannt sind. Die Chromatinauswanderung aus dem Caryosom ist bei weitem nicht so lebhaft, wie bei den anderen Arten. Wie es scheint, erfolgt sie zum größten Teil in gelöstem Zustande; nur hier und da sieht man größere Chromatinkörnchen auswandern, die sich jedoch bald vollkommen auflösen.

Znr Teilung rückt der Kern sowohl bei den weiblichen als auch bei den männlichen Parasiten gegen die Peripherie. Leider gelang es mir nicht, die Bildung der ersten Spindel sowie die Kernauflösung bei den weiblichen Parasiten zu verfolgen. Infolgedessen kann ich nicht sagen, ob bei der ersten Teilung eine komplette Auflösung des Kernes stattfindet, oder er nur eine partielle Auflösung erfährt, indem nur ein Teil von ihm aufgelöst, d. h. abgestoßen wird. In



Fig. F. *Aggregata duboscqi.*. Die Anfangsteilnngen ♀. 1500:1.

manchen Stadien ist die chromatische Substanz in sehr langen schmalen Zügen angeordnet, welche aus einfachen oder mehrfachen Reihen von Chromatinkörnchen bestehen und sich im Plasma in allen Richtnngen hinziehen. An einzelnen Stellen sind diese chromatischen Züge, welche wohl mit den Teilungsspindeln bei den übrigen Arten zu identifizieren sind, etwas stärker verdickt und nach anßen dornförmig auslaufend (Fig. F). Sicherlich sind diese

Ausläufer als eine Art von Centrosomen anfzufassen, von denen die Kernteilung ausgeht, indem sie sich zuerst spalten und auseinander rücken. Dadurch entstehen neue Spindeln, welche sich ihrerseits auf dieselbe Weise weiter teilen. Es wäre interessant zu wissen,

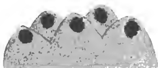
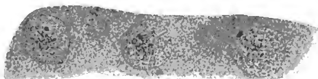


Fig. F1. *Aggregata duboscqi.* Eine Partie vom Parasiten, Perlenstadium. 1800:1.

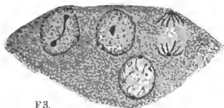
ob diese eigentümlichen Spindeln aus einer einzigen durch sukzessive Teilung entstanden sind. Es gelang mir auch nicht, festznstellen, wie sich diese direkt ins Protoplasma hineinziehenden Chromatinstränge in jene wirklichen Kerne umwandeln, die uns gegen das Ende der Vermehrung entgegentreten. Während des Perlenstadiums ragen die Sporenblasten wenig über die Oberfläche des Parasiten hervor; nach außen sind sie stumpf zugespitzt. Die fertigen Sporoblasten sind 7—9 μ groß, oft von einer unregelmäßigen bis amöboiden Form. Das Chromatin des Kerns ist ziemlich dicht, in seiner Mitte zusammengezogen, so daß in seinem peripheren Teil oft gar kein Chromatin vorhanden ist, wodurch er die Färbbarkeit vollkommen einbüßt (Fig. F8).

Bei den männlichen Parasiten bekommt der Kern nach Zerfall des Carysoms in kleinere Stücke eine dichte, feinkörnige Beschaffenheit. Gleichzeitig verliert er viel von seiner Färbbarkeit; infolgedessen ist er schwer von dem übrigen Protoplasma zu unterscheiden. Er verliert seine scharfe Kontur, indem er nach allen Seiten, zuerst schmale Fortsätze aussendet, welche immer feiner werden und sich in die Länge ziehen. Nach und nach lösen sich diese Fortsätze ab; indem sie sich gleichzeitig, wie der Ursprungskern weiter teilen. In diesem Stadium sind sie oft äußerst schwer und nur durch geeignete Farbstoffe (sauere Farbstoffe) erkenntlich zu machen. In den späteren Stadien gewinnen sie langsam wieder ihre Färbbarkeit durch chromatische Farbstoffe, indem immer mehr färbbare Körnchen in ihnen auftreten (Fig. F2). Man sieht zuerst ein bedeutend größeres Körnchen, über dessen Herkunft ich jedoch nichts positives angeben kann; möglicherweise stammt es von dem zerfallenen Caryosom her. Dieses Körnchen übernimmt die Rolle eines Teilungsorganell (Centriol), ja, wenn man will, ist es mit dem Nucleolocentrosom Keuten's direkt zu vergleichen (Fig. F3). Bei den Endteilungen werden die Kerne immer kleiner nnd nehmen

eine runde Gestalt an. Ihre Teilung wird von derjenigen des Nucleolus geleitet. Zu diesem Zwecke zieht sich der letztere etwas in die Länge und schnürt sich in seiner Mitte hantelförmig ein. Seine Teilhälften rücken auseinander, indem sie längere Zeit durch eine lange schmale Verbindungsbrücke in Zusammenhang bleiben; nachdem letztere durchgerissen ist, entstehen zwei Körnchen, welche an entgegengesetzten Seiten ganz an die Kernoberfläche rücken. Gleichzeitig ordnet sich das im Kerne vorhandene Chromatin in kürzere Fädchen (Chromosomen) um, welche mit ihren Enden zu den beiden Centriolen (Nucleolen) zusammenlaufen. Letztere wandern auseinander und ziehen die Chromosomen mit sich. Dadurch entstehen zwei Chromosomengruppen, welche sich in zwei neue Kerne umwandeln (Fig. F3). Bei den letzten Teilungen unterbleibt jedoch die Umordnung des Chromatins in deutliche Chromosomen. Es findet eine Durchschnürung des sich zu diesem Zweck verlängernden Kernes statt, wobei zu erwähnen ist, daß das Centriol (Nucleolus) noch weiter seine Rolle bei der Teilung spielt.



F 2.



F 3.

Fig. F 2—3. *Aggregata duboscqi.*
F 2 Kerne, welche ihre Färbbarkeit durch Chromatinfarbstoffe wieder gewinnen.
F 3. Verschiedene Stadien der Kernteilung mit dem Nucleolocentrosom. 1500 : 1.

Die Entwicklung der Spermatiden findet auf dieselbe Weise wie bei den übrigen Arten statt, nur daß sie hier infolge der Kleinheit der Elemente nicht so gut zu verfolgen ist. In den späteren Stadien finde ich die Sporoblasten mit einem beträchtlich größeren Kern versehen, welcher eine verschiedene Struktur aufweisen kann. Meistens ist das Chromatin in seiner Mitte zusammengeballt; so daß der Rest des Kernes als ein heller Hof um diese Chromatinverdichtung erscheint (Fig. F4). Oft ist das Chromatin in ein sehr

langes Gebilde ausgezogen und macht den Eindruck, als ob es ein eingedrungenes Spermatid wäre (Fig. F5).

Bei keiner zweiten Art konnte in diesem Stadium Chromatinauswanderung aus dem Kern in so großer Menge beobachtet werden, wie bei dieser Art. Wie man aus Fig. F5 ersieht, ist der Kern von einer größeren Menge Chromatinkörnchen umgeben, welche aus ihm ausgewandert sind. Andere sind eben im Begriff, in das Plasma überzutreten und befinden sich gerade an der Kerngrenze; in den nächstfolgenden Figuren F6, 7 ist um die chromatische Substanz

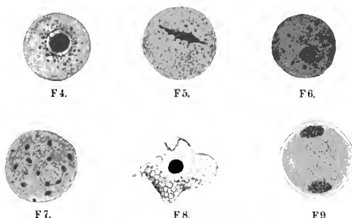


Fig. F4—9. *Aggregata duboscqi.*
F4—7 Chromatinauswanderung aus dem Sporocystenkern: F8 Sporoblast, amöboide Form aufweisend; F9 Sporocyste mit zwei Kernen.

kein heller Hof mehr vorhanden. Die Chromatinauswanderung ist ebenso intensiv. In Fig. F8 sind alle gröberen Chromatinkörnchen aus dem Kern ausgetreten, infolgedessen sieht er sehr blaß aus; es ist nur noch etwas Chromatin in feinem Zustande in ihm vorhanden. Er ist deshalb sehr schwer vom übrigen Protoplasma zu unterscheiden. Erst beim Beginn der Teilung fängt sein Inhalt sich wieder intensiver zu färben an. Die aus dem Kerne ausgetretenen Chromatinkörnchen werden, wie es scheint, bald vollkommen aufgelöst. Es werden in der ca. 10 μ großen Cyste acht Sporozoiten gebildet.

Diese Art stammt aus Luc-sur-mère. Es ist möglich, daß sie das Geschlechtsstadium von *Aggregata coelomica*, welche Léger (1901)

aus dem in *Mytilus edulis* vorkommendem Krebs, *Pinnotheres pisum* aus derselben Gegend beschrieben hat.

Hier anschließend will ich ein Bild und eine kurze Beschreibung von einer Art geben, die ich gelegentlich beobachtet habe.

Das Caryosom dieser Art zeichnet sich dadurch aus, daß es im vollkommen ausgewachsenen Zustande des Parasiten keine Differenzierung in eine äußere stark färbbare Rindenschicht und eine acidophile innere Partie aufweist. Das ganze Caryosom besteht aus vielen Chromatinsträngen, die unregelmäßig verlaufen und ein richtiges Gerüst bilden; die Hohlräume zwischen den einzelnen Chromatinsträngen treten wie Vacuolen hervor. In der Mitte des Caryosoms ist das Chromatingerüst viel dichter, wodurch eine stärkere

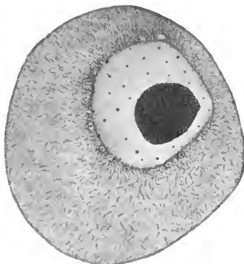


Fig. G 1. *Aggregata sp.*
Die Auswanderung des Trophochromatins in Form von kurzen, aus kleinen Körnchen zusammengesetzten Stäbchen. 600 : 1.

Färbbarkeit desselben hervorgerufen wird. Bei oberflächlicher Einstellung sowie auf optischen Querschnitten sieht man, wie die Vacuolen direkt auf die Oberfläche ohne jede Abgrenzung stoßen. Bei der Reifung wandert das Chromatin aus dem Kern in Form von ganz kleinen Körnchen aus, die sich zu kurzen Reihen ordnen und im ganzen Protoplasma verteilen (Fig. G 1). Dadurch verursachen sie eine intensive Färbbarkeit des Protoplasmas. Ihre Auswanderung

aus dem Kern wird durch ihre dichte Ansammlung um den Kern herum demonstriert.



Fig. G2. *Aggregata sp.* Der Kern mit dem Caryosom. 600:1.

Aus dem Caryosom treten außerdem auch größere Körnchen heraus, die, ihren Weg weiter fortsetzend, aus dem Kern in das Protoplasma übertreten, wo sie sich auflösen. Gerade in der Nähe des Kernes sind sie in größerer Anzahl vorhanden.

In Fig. G2 ist ein Kern von einer nicht bestimmten *Aggregata* gegeben, dessen riesenhaftes Caryosom 35 μ — die Größe des ovalen Kernes ist 75:60 μ — aufweist. Die äußere Schicht zeichnet sich durch die große Anzahl Vacuolen aus, die nach innen an Größe abnehmen; dann kommt eine Zone die von einer großen Anzahl von stärkeren Chromatinstäbchen eingenommen ist. Auf demselben Bild ist leicht zu verfolgen, woher diese Stäbchen ihre Genese nehmen. Man kann nämlich verfolgen, wie das feine Chromatingerüst einer allmählichen Auflösung anheimfällt und wie sich das aufgelöste Chromatin zu diesen Chromatinstäbchen kondensiert. Da die Umbildung des Chromatins in Form eines excentrischen Ringes begonnen hat und langsam nach außen und innen vordringt, hat sich in der Mitte des Caryosoms eine Chromatinkugel erhalten, die ganz dieselbe Beschaffenheit aufweist, wie der Randrest. Das wirft einiges Licht über die Art, wie die Differenzierung der beiden Zonen (Partien) im Caryosom im allgemeinen vor sich geht, was ich im Zusammenhang an anderer Stelle behandeln werde.

11. *Aggregata* in der Sepia.

Die bisherigen von den früheren Forschern gemachten Untersuchungen über die *Aggregata* beziehen sich fast ausschließlich auf die in *Sepia* vorkommenden Arten. Nur Mingazzini (1892) hat ausführlichere Beobachtungen über die Arten, die in *Octopus* leben, ausgeführt. Dieselben sind aber nur in vivo gemacht, infolgedessen

hat er nicht recht viel von den feineren Lebensprozessen dieser Parasiten erniert; dasselbe gilt auch für die viel frühere von Eberth und Schneider gemachten Mitteilungen.

Die wichtigste Arbeit, die uns über diese Grnppe von Siedlecki (98) geliefert wnrde, stützt sich auf Beobachtungen, die nur an in der Sepia schmarotzenden *Aggr. eberthi* gemacht wnrden.

Bis jetzt wurde in *Sepia* nur eine einzige Art unterschieden. Nach meinen Untersnchnngen hat es sich jedoch herausgestellt, daß die in diesen Tieren vorkommenden *Aggregata*-Formen, ähnlich wie beim *Octopus*, in eine ganze Anzahl von Arten eingeteilt werden müssen. Nicht allein beherbergen die aus verschiedenen Lokalitäten herstammenden Sepien ihre eigene *Aggregata*-Species, sondern es können anch in einem und demselben Darm untereinander vermischt mehrere Arten vorkommen. Dieser Umstand legt dem Verständnis der Entwickelungserscheinungen große Hindernisse in den Weg.

Die Beschreibnngen der meisten Forscher beziehen sich auf erwachsene und halberwachsene Stadien nnd auf die Spornlation. Nur Siedlecki hat sehr jnnge Stadien abgebildet und beschrieben. Er hielt sie irrtümlicherweise für Sporozoiten, die soeben in die Wirtszelle eingedrungen sind. Das in seiner Fig. 1 gezeichnete Tier gehört einem viel späterem Stadium zu, in welchem die Parasiten vollkommen ihre Bewegung verloren und wichtige Veränderungen im Protoplasma und vor allem im Kern erfahren haben, so daß mir seine ansführliche Beschreibnng über die Bewegung und das Eindringen des Parasiten in die Darmwand ganz unverständlich ist. Ich bekomme den Eindruck, daß er die allerjüngsten Stadien — die Merozoiten — in ihrem freien Zustande nnd unmittelbar nach ihrem Eindringen in die Wirtszelle ebenfalls nicht gesehen hat, da er sie sonst gezeichnet nnd beschrieben hätte, was mich um so mehr wundert, als sie in den Ausstrichpräparaten keine so große Seltenheit sind.

Wie bereits erwähnt, findet die Infektion der Sepien vermittelst der verschiedenen Krabben statt, welche erstere auffressen. Die ungeschlechtliche Vermehrung der *Aggregata*-Arten spielt sich in der Darmwand dieser Crnstaceen ab.

A. Wachstum der Parasiten.

Beobachtungen im lebenden Zustande wurden in Cavalière, Cette und Triest gemacht. Die der folgenden Darstellnng zngrunde liegenden Beobachtungen stammen ans Triest. Da ich

noch nicht die ganze Entwicklung dieser Art verfolgen konnte, stelle ich sie provisorisch zu *Aggregata eberthi*.

Die im Darm von *Sepia* freigewordenen Schizonten besitzen, wie es scheint, das Vermögen, ihre Form stark zn verändern, was man aus der verschiedenen Gestalt der jungen Parasiten erschließen kann.

In frischem Zustande sind die Merozoiten schwach mondförmig gebogen mit stärker zngespitztem Vorderende, an dem man jedoch im Anfang keine besondere Differenzierung wahrnehmen kann, die man als Rostrum bezeichnen könnte. Das hintere Ende ist gewöhnlich breiter, stumpf abgesetzt. Das junge Würmchen ist von einer abgeplatteten Gestalt, so daß man eine Ober- nnd Unterseite unterscheiden kann, die ungefähr doppelt so breit ist, als die abgerundeten Seitenflächen.

Mit mittelstarker Vergrößerung sieht das Protoplasma fein gekörnelt aus, bei stärkerer Vergrößerung zerfällt diese Struktur jedoch in ein feines Netzwerk (Fig. 60), nach außen ist der Parasit von den Waben direkt abgeschlossen, ohne irgend eine besonders differenzierte Schicht. Aus dieser kurzen Beschreibung ist also zu ersehen, daß in Hinsicht ihrer Struktur, die Merozoiten der *Aggregata*, sich in vollkommenem Einklang mit den Coccidien befinden. Insbesondere ist die feinalveoläre Struktur der Merozoiten in Ausstrichpräparaten sehr gut zu beobachten. Der Kern der Parasiten tritt auf gefärbten Präparaten scharf hervor. Er befindet sich im Anfang ganz im Hinterende und ist, nicht wie Siedlecki meint, kompakt, sondern besteht aus lauter einzelnen gleichmäßig verteilten Körnchen, die durch feine Lininfäden miteinander verbunden sind.

Noch im freien Zustande des Merozoiten fängt der sich am Hinterende befindende Kern an, gegen die Mitte vorzurücken; gleichzeitig damit macht sich eine Veränderung in seiner Struktur bemerkbar, die darin besteht, daß seine Körnchen sich zu vergrößern beginnen, indem einzelne unter sich verschmelzen und sich in deutlichen Reihen ordnen (Fig. 61).

Einige der Chromatinkörnchen rücken in der Mitte des Kernes oder ein wenig mehr peripher etwas dichter zusammen, indem sie sich gleichzeitig durch einen hellen Hof von den übrigen abgrenzen. Bald darauf tritt zwischen diesen Körnchen eine stärker lichtbrechende, sich diffns färbende Substanz (Plastin) auf, welche die Körnchen zu einem Caryosom miteinander verkittet. Im Anfang sind diese in der Kittsubstanz (Plastin Nuceolarsubstanz usw.) deutlich zu nnterscheiden (Fig. 62); bald darauf verschwinden sie; wahr-

scheinlich lösen sie sich darin auf, da sich das Caryosom jetzt stärker färbt (Fig. 63). Offenbar wird diese Kittsubstanz von den Chromatinkörnchen selbst produziert. Das Caryosom entsteht also ganz auf dieselbe Weise, wie dies zuerst von Schaudinn (1900) und von mir (1907b, c) für die Coccidien und von Schellack (1907) für die Gregarinen festgestellt wurde.

Die Bildung des Caryosoms fällt gewöhnlich mit dem Eindringen des Parasiten in die Wirtszelle zusammen (Fig. 64). Gleichzeitig damit fangen auch die Wachstumsprozesse an, die sich durch die wichtigen Veränderungen des Protoplasmas und des Kernes kund geben. Vor allem nimmt das junge Caryosom so rasch an Größe zu, daß es bald mehr als die Hälfte des Kernes einnimmt. Gleichzeitig drängt es die Chromatinkörnchen mehr an der Oberfläche des letzteren heraus, wo sie sich in eine oder zwei Schichten ordnen, wobei sie einen körnchenfreien Hof um das Caryosom frei lassen. Ein, selten zwei Chromatinkörnchen zeichnen sich durch ihre Größe von ihrer Umgebung aus, manchmal scheint es, besonders, wenn sie sich unter dem Caryosom befinden oder von ihm überlagert sind, als ob sie in Verbindung mit ihm ständen. An günstigen Präparaten sieht man jedoch, daß sie ganz unabhängig von ihm sind. Ich gewinne den Eindruck, daß sie durch Vereinigung von mehreren Chromatinkörnchen zustande kommen (Fig. 65). Siedlecki bringt diese stärkere chromatische Verdichtung in Zusammenhang mit dem Caryosom und bezeichnet es als Nebencaryosom (Caryosom secondaire). Er glaubt, daß das Chromatin des Kernes durch Vermittelung des Nebencaryosoms von dem Hauptcaryosom aufgenommen wird. Diese Annahme Siedleckis ist nach unserer Meinung für die Arten die uns bei unseren Beobachtungen vorgelegen haben, unzutreffend.

An lebenden Tieren, in welchen das Caryosom durch starke Lichtbrechung deutlich hervortritt, sieht man, wie im feinwabigen Protoplasma mehrere verhältnismäßig ziemlich große, stark glänzende Kügelchen auftreten. Sie verteilen sich in den beiden Enden des Parasiten, immer jedoch in ziemlicher Entfernung vom Kern (Fig. 66a, b). Da sie sich durch Osmiumsäure schwärzen, ist die Vermutung Siedlecki's, daß wir hier mit fettartigen Produkten zu tun haben, sehr nahe liegend. Außerdem treten im Protoplasma noch eine Anzahl anderer viel kleinerer Körnchen auf, die von den größeren in Hinsicht auf ihre chemische Zusammensetzung zu unterscheiden sind. Später nehmen sie wohl an Größe und Zahl zu und stellen die Reservestoffe dar, die wir als Paramylon bezeichnen wollen.

Gleichzeitig mit der Bildung der Reservestoffe treten im Plasma eine Anzahl heller, größerer und kleinerer Stellen auf, die ihm je nach ihrer Menge eine mehr oder minder stark vacuoläre Struktur verleihen (Fig. 63, 65).

Während des späteren Wachstums finden, abgesehen von der starken Anhäufung von Reservestoffen und der starken Vacuolisierung des Protoplasmas, keine nennenswerten Veränderungen in letzterem statt. Fig. 90 stellt einen erwachsenen Parasiten dar; sie ist nach dem Leben gezeichnet. Das Protoplasma ist erfüllt von einer bedeutenden Menge von größeren Vacuolen, welche durch schmale Plasmazüge voneinander getrennt sind. Die Reservenahrung, welche in großer Menge in Form von kleinen Körnchen vorhanden ist, ist zwischen den Vacuolen verteilt. Der Kern ist an die Oberfläche des Parasiten gerückt und tritt durch seine helle, blasenähnliche Gestalt hervor. Das Caryosom — hier in drei Stücke zerfallen — fällt durch seine stärkere Lichtbrechung auf. Es sind noch einige in verschiedene Richtungen verlaufende stärker lichtbrechende Stränge zu sehen, welche offenbar chromatischer Natur sind. Der lebende Parasit hat eine grünlich hyaline Farbe. Mehr Details sind am lebenden Tier nicht zu sehen.

Während der vegetativen Periode stellt vor allem der Kern den Schauplatz dar, auf dem sich eine Reihe wichtiger Umwandlungen abspielen. Letztere will ich im folgenden ausführlich darstellen und lege ihnen die am fixierten Material gemachten Beobachtungen zugrunde.

In dem jungen Parasiten ist das bereits erwähnte sich gleichmäßig färbende Caryosom bereits so groß herangewachsen, daß es oft mehr als die Hälfte des Kernes ausmacht. Die Chromatinkörnchen sind mehr oberflächlich verteilt und lassen dadurch die Kerngrenze scharf hervortreten. Im Kerne selbst ist durch die regelmäßige Anordnung der Lininfäden eine feinalveoläre Struktur vorhanden. Vor allem verschwinden die Chromatinkörnchen, welche nach der Bildung des Caryosoms im Kerne des Merozoiten übrig blieben.

Offenbar verteilen sie sich gleichmäßig in dem heranwachsenden Kern. Andererseits vermischen sie sich mit dem aus dem Caryosom in größerer Menge austretenden Chromatinkörnchen; letztere lösen sich jedoch zum größten Teil auf. Im Anfang bildet das gelöste Chromatin feine Stränge die unter sich ein chromatisches Netz bilden, das sich auf der Kernoberfläche stärker verdichtet und die Kerngrenze hervorruft. Gegen das Caryosom ist das Netz immer spärlicher bis es vollkommen verschwindet (Fig. 67). Diese Kern-

struktur wurde auch von den früheren Autoren gesehen und von SIEDLECKI ausführlicher beschrieben. Sie ist auf Ausstrichpräparaten zu beobachten. Manchmal kann man sie aber auch auf Schnitten sehen. SIEDLECKI schreibt diese Struktur dem ausgebildeten Kern zu, was kaum zutrifft; vielmehr löst sich das Chromatin weiter auf, indem gleichzeitig eine gleichmäßige Verteilung im ganzen Kern stattfindet. Dadurch bekommt letzterer wieder seine frühere feinwabige Struktur. Durch die Auflösung des Chromatins im Kernsaft gewinnt er bedeutend an Färbbarkeit; bei starker Differenzierung kann er jedoch vollkommen entfärbt werden und den Eindruck erwecken, wie wenn er chromatinfrei wäre.

In diesem Zustande wird die Kerngrenze ähnlich wie bei den früher beschriebenen Arten durch die verschiedene Struktur von Kern und Protoplasma hervorgebracht.

Das Caryosom besaß im Anfang eine homogene Struktur. Bald löste sich jedoch das Chromatin in seinem Innern an einzelnen Stellen auf, wodurch eine große Anzahl kleiner Vacuolen gebildet werden. Letztere sind in den meisten Fällen so dicht angeordnet, daß die zwischen denselben verlaufenden Chromatinreste ein förmliches Netzwerk bilden. Die äußere Partie des Caryosoms nimmt keinen Anteil an dieser regelmäßigen Auflösung, obwohl sie auch in beträchtlicher Anzahl größere und kleinere Vacuolen aufweisen kann. Diese äußere sogenannte Rindenschicht ist scharf von der inneren reticulären Partie durch einen sich tiefer färbenden Strich getrennt. An der Grenze beider Partien, oder mehr dem Centrum zu, lösen sich die zwischen den Vacuolen verlaufenden Chromatinbalken auf, wodurch die ersteren zusammenfließen, d. h. sie vereinigen sich miteinander und bilden eine größere Vacuole. Letztere fängt an, sich zu vergrößern, da sich in ihrer Umgebung immer mehr Chromatinbalken auflösen; die dazugehörigen Vacuolen werden in sie einverleibt. Sie wirkt sozusagen wie ein Auflösungscentrum, von dem aus die Chromatinbalken aufgelöst werden. In Fig. 68 sind diese Verhältnisse dargestellt; man sieht die äußere Rindenschicht, das Innere vom Caryosom ist von dem Chromatinreticulum eingenommen. An der Grenze beider Partien befindet sich außerdem die größere Vacuole. Die Auflösung der die letzterwähnte Vacuole umgebenden Chromatinbalken gibt sich durch die stärkere Färbbarkeit ihrer Umgebung kund. Oft löst sich nur eine kleine Partie in der Mitte des Caryosoms auf. In einem solchen Fall bleibt die Rindenschicht sehr breit; nicht selten begegnet man auch Fällen, wo in der Mitte des Caryosoms keine Chromatinauflösung stattfindet.

Es löst sich hingegen ringsherum nur eine schmale Zone auf, wodurch eine vacuolisierte Chromatinkugel in der Mitte des Caryosoms entsteht, die von der Rindenschicht durch einen mehr oder minder breiten, hellen Hof getrennt ist (Fig. 87). Obwohl wir es hier mit Ausnahmen zn tun haben, sind sie doch geeignet, auf die Art und Weise, wie die Veränderungen im Caryosom vor sich gehen, Licht zn werfen. Die auf diese Weise entstandene centrale Partie im Caryosom kann ihrerseits verschiedene Struktnren aufweisen. Einmal kann sie von einer beträchtlichen Menge größerer nnd kleinerer Chromatinkörnchen erfüllt sein; oft sind die Körnchen jedoch bedeutend kleiner und weniger zahlreich. In einem solchen Falle sind sie in einen dicken Chromatinbrei eingebettet, der sich durch seine starke Färbbarkeit auszeichnet. Da der Inhalt des Caryosoms andauernd auswandert, treten oft Zustände ein, in denen das Innere desselben sehr hell ist nnd fast gar keine Chromatinkörnchen mehr enthält, außerdem ist so wenig gelöstes Chromatin darin geblieben, daß das Innere des Caryosoms oft vollkommen farblos erscheint. Durch acidophile Farbstoffe wird jetzt nur eine zarte Färbung erzielt. Die Annahme ist wohl berechtigt, daß wir es hier mit zwei verschiedenen Substanzen zn tun haben, so weit es aus der Differenz in dem Färbungsvermögen geschlossen werden kann. Die Rindenschicht zeigt eine starke Neigung zu den basischen Farbstoffen. Die innere Substanz färbt sich hingegen nur mit saneren Farbstoffen. Wie weiter unten ausgeführt wird, zeigt diese Eigenschaft auch der Kern in den späteren Stadien.

Die Rindenschicht des Caryosoms weist eine größere Anzahl Vacuolen auf, welche nicht als Querschnitte von Kanälen gedentet werden dürfen, die von dem Innern bis zur Oberfläche führen. Oft ist die Rindenschicht so dünn, daß die Vacuolen die innere nnd äußere Fläche dieser Schicht berühren und wie Kanäle anssehen. Bei oberflächlicher Einstellung ist die Oberfläche in diesem Falle mit vielen Löchern bedeckt die bis zum Innern führen (Fig. J 1). Dnrch diese Löcher tritt das Chromatin in Form von Körnchen oder in gelöstem Zustande heraus. An einer oder mehreren Stellen wird die Rindenschicht des Caryosoms in den meisten Fällen vollkommen aufgelöst, wodurch breitere micropylähnliche Kanäle entstehen, durch welche das Chromatin in großer Menge aus dem Innern austritt. Über diese Erscheinung will ich jedoch eine ausführlichere Beschreibung geben, da sie mit der sogenannten Knospung des Caryosoms verbunden ist (Bourgeonnement du Caryosom Siedlecki's).

Die erste Knospung des Caryosoms bringt SIEDLECKI in Zusammenhang mit dem sekundären Caryosom, das um diese Zeit als ein ganz kleines Bläschen durch ein mehr oder minder langes Stielchen in Verbindung mit dem Hauptcaryosom stehen soll. Da ich an anderer Stelle bereits ausführlicher auseinander gesetzt habe, daß dieses „Nebencaryosom" bei vielen Arten gar nicht existiert, und, wo es vorzukommen scheint, in den späteren Stadien vollkommen verschwindet, so glaube ich annehmen zu dürfen, daß diese Ansicht SIEDLECKI's nicht zutreffend ist. Die Knospung des Caryosoms beginnt oft bereits in halberwachsenen Parasiten. Durch die „Micropyle" strömt das Chromatin aus dem Caryosom in gelöstem Zustande in Form von einem Tropfen heraus. Möglicherweise bekommen letztere an ihrer Oberfläche eine dichtere Konsistenz, und fangen

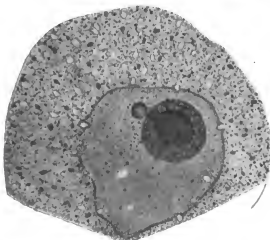


Fig J 1. *Aggregata mingazzini.*
Ein Teil vom Parasiten mit dem ganzen Kern. 500 : 1.

an, sich gleichzeitig stärker zu färben als im Innern; von einer harten Rinde kann kaum die Rede sein, da das winzige Kügelchen durch das ständige Hinzuströmen von neuer Substanz aus dem Hauptcaryosom sich stark vergrößert, was die Ausdehnung ihrer Rindenschicht zur Folge hat. Nachdem das zweite Caryosom eine bestimmte Größe erreicht hat, löst es sich von seinem Bildner ab. Allerdings scheint dies nicht immer der Fall zu sein, da es sehr oft sich mit dem Muttercaryosom noch in Verbindung befindet, wenn bereits die Bildung eines zweiten Nebencaryosoms auf dieselbe Weise

begonnen hat. Doch kann die Erscheinung auch in dem Sinne gedeutet werden, daß zwei, ja oft mehrere Nebencaryosomen gleichzeitig aus dem Hauptcaryosom ihre Entstehung nehmen, nur daß einzelne davon ihre Bildung früher anfangen als die anderen. Durch diese rasche Knospung können wir oft Bilder zu sehen bekommen, wo die Micropyle von mehreren Kugeln umlagert ist, die alle durch Stielchen mit ihm in Verbindung stehen können. Die losgelösten sekundären Caryosomen können ihrerseits knospen; ihre Vermehrung kann oft noch in einer Zeit beginnen, wo sie noch im Zusammenhang mit ihrer Mutter stehen. In dem Maße, wie die neuen Caryosomen gebildet werden, verkleinert sich das Hauptcaryosom an Volumen. Ich glaube jedoch nicht, daß die Bildung dieser sekundären Caryosomen in allen Fällen den Zerfall — die Auflösung des Caryosoms bedeutet. Viel wahrscheinlicher scheint es mir, daß diese Erscheinung eine Folge der lebhaften vegetativen Tätigkeit dieses Organs ist. Aus dem Innern des Caryosoms strömt ständig eine eosinophile Substanz heraus, die sicherlich zur Bildung der Reservestoffe verwendet wird. Diese eosinophile Substanz ist allem Anschein nach ihrerseits ein Umwandlungsprodukt der Rindenschicht; oder wird wenigstens durch deren Vermittlung gebildet. Ich stelle mir diesen Prozeß wie eine Art Oxydation vor, die um so lebhafter vor sich geht, je größer die Oberfläche der Rindenschicht ist. Eine bedeutende Ausdehnung (Vergrößerung) der Oberfläche wird dadurch erzielt, daß das Hauptcaryosom in viele einzelne zerfällt.

Eine Bestätigung meiner Ansicht über die funktionelle Bedeutung der Rindenschicht und über die Weise, wie diese Funktion vor sich geht, erblicke ich in der Form und Struktur des Caryosoms von *Aggregata légeri*, wo es eine riesenhafte geschlängelte Form erreicht; außerdem bildet es nach innen Falten erster und zweiter Ordnung. Dadurch wird eine weit größere Oberfläche erzielt, als wenn das Gebilde eine runde Gestalt hätte. Aus der Größe der Oberfläche kann man umgekehrt sich über die enorme Tätigkeit des Organs während der Wachstumsperiode des Parasiten eine Vorstellung machen.

Daher erblicke ich in der Knospung des Caryosoms, wie vorhin bereits erwähnt, ein Zeichen lebhafter vegetativer Tätigkeit.

Dabei ist die Umwandlung des Basichromatins in Oxichromatin und umgekehrt auf das schönste bei den Knospungserscheinungen des Caryosoms zu verfolgen.

Andererseits können auch solche Fälle vorkommen, wo sich im Caryosom selbst eine große Anzahl von größeren Kugeln bilden,

welche genau dieselbe Struktur wie die Nebencaryosomen aufweisen, d. h. es ist an jeder solchen Kugel eine Rindenschicht und eine centrale sich nicht oder schwach färbende Partie zu unterscheiden. Diese Kugeln wandern durch die Micropyle heraus und verteilen sich überall im Kern, wo sie sich dann langsam auflösen (Fig. 74). Manchmal sieht man auch solche Haupt- und Sekundärcaryosome, deren Inneres durch eine größere Anzahl von aus der Rindenschicht hineinragende Chromatinwände mehr oder minder in Kammern eingeteilt ist. Dadurch kommen die beiden Partien des Caryosoms nicht mehr scharf zum Ausdruck (Fig. H 2).

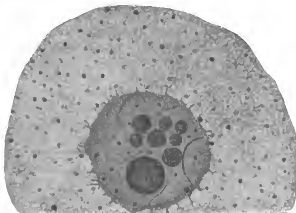


Fig. H 2. *Aggregata mingazzini* ♂ (?).
Ein Teil der Parasiten mit dem ganzen Kern. Das Caryosom ist noch in eine Rindenschicht und innere Partie differenziert. 800 : 1.

Durch die starke Tätigkeit des Caryosoms wird eine große Menge von Chromatin gebildet, die sich einerseits im Kern verteilt, zum größten Teil aber ins Plasma überwandert, wo es zur Bildung der Nahrungsstoffe verwendet wird. Durch die große Chromatinmenge bekommt ersterer eine äußerst dichte Konsistenz; in vielen Fällen wird die Wabenstruktur vollkommen verdeckt; meistens ist sie aber, obwohl sehr undeutlich, doch zu beobachten. Außerdem sind ziemlich in allen Fällen eine Anzahl von größeren Chromatinkörnchen vorhanden, welche überall im Kerne verteilt sind.

a) Bildung von Vacuolen im Kern.

Eine andere Erscheinung, die sich allen früheren Forschern entzogen hat, und welche bis jetzt, so weit meine Literaturkenntnisse

reichen, überhaupt nicht beobachtet worden ist, will ich hier kurz erwähnen, da sie eine wichtige Veränderung der Protoplasmastruktur mit sich führt. Das ist die Bildung von Vacuolen im Innern des Kerns. Allerdings hat bereits Launoy (1903) in den Leberzellen von *Eupagurus bernhardi* in den Zellkernen die Bildung von zwei Arten von Vacuolen beobachtet. Die eine Art wird von den Nucleolen gebildet, ihr Inhalt weist acidophile Eigenschaften auf. Ich möchte sie mit den bei *Aggregata* aus dem Caryosom heraustretenden Chromatinkörnchen identifizieren, welche bei flüchtiger Beobachtung ebenfalls wie Vacuolen aussehen. Die andere Art von Vacuolen könnte eher ihre Bezeichnung rechtfertigen, und es könnte ihnen dieselbe physiologische Bedeutung zukommen wie den im nachfolgenden zu beschreibenden Vacuolen. Man bemerkt ziemlich überall in den etwas vorgeschrittenen Wachstumsstadien, wie sich im Kern größere und kleinere helle Stellen bilden, die während ihrer lebhaften Entstehung eine beträchtliche Anzahl — bis zu 10 und darüber — erreichen können. Dieselben sehen wie Vacuolen aus; sie sind sicherlich von einer hellen, sich nicht färbenden Flüssigkeit gefüllt. Von ihrer Umgebung sind sie scharf abgegrenzt, ohne irgend eine besonders differenzierte Hülle zu besitzen, da die Chromatinkörnchen unmittelbar an ihre Oberfläche stoßen (Fig. 75). Wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme nehmen sie an Größe zu. Ich glaube nicht, daß sie pulsieren können. Sie entstehen ziemlich in der Mitte des Kerns, von wo sie zu dessen Oberfläche wandern; dort bleiben sie jedoch nicht stehen, sondern treten direkt ins Protoplasma über. Der Auswanderungsprozeß ist manchmal so stark, daß der Kern seine glatte Kontur vollkommen verliert. In einem solchen Falle sieht man in der Nähe der Kernoberfläche, aber noch im Kerne selbst, viele Vacuolen angesammelt, einige bereits in Berührung mit derselben, andere mit einem Teil bereits ins Plasma eingedrungen, dritte, die bereits ganz ins letztere übergetreten und mehr oder minder weit fortgewandert sind, oder mit ihrem Hinterende noch an die Kerngrenze anstoßen (Fig. 69).

Sowie eine Vacuole die Kernoberfläche erreicht, kommt sie, da keine besonders differenzierte Kernmembran existiert, in unmittelbare Berührung mit dem Protoplasma zu liegen. In ihrer ganzen Ausdehnung ist sie aber noch vom Kern umflossen. Wenn eine größere Anzahl von Vacuolen im Begriff sind auszuwandern, sieht der Kern wie geflammt aus; und zwar werden die mehr oder minder tiefen Einbuchtungen in ihm von den austretenden Vacuolen eingenommen.

Ein geflammter Kern war bereits öfters bei Gregarinen und manchen Coccidien beschrieben. Es ist interessant festzustellen, ob nicht auch dort diese Kernform mit einer Vacuolenbildung in Zusammenhang steht; aber vielleicht geht diese Vacuolenproduktion dort nicht so stark und so deutlich vor sich, infolgedessen ist sie übersehen worden. Bei *Adelea zonula*, wo ich die Verhältnisse in Fig. 2 und 3, Taf. 2 (Moroff 1906 b) gezeichnet habe, könnte man meinen, daß eine solche Vacuolenauswanderung aus dem Kern stattfindet, nur daß die Vacuolen dort nicht viel größer als die Waben des Protoplasmas sind. Daher ist diese Erscheinung von mir übersehen worden; insbesondere sind manche an den Kern anstoßende Waben deutlich größer als die übrigen. Eine Differenz in der Färbung habe ich allerdings nicht gezeichnet.

Die Vacuolen im Protoplasma zerstreuen sich überall, indem sie meistens um den Kern herum eine radiäre Anordnung annehmen (Fig. 84); sehr oft sind sie jedoch ganz regellos verteilt; oft sind sie von einem schwarzen Ring umgeben, der wie ein eingerollter Chromatinfaden aussieht (Fig. 70); ich glaube annehmen zu dürfen, daß dieser Ring Ausscheidung der Vacuole selbst ist. In vielen Fällen sind letztere in einer so großen Anzahl zu sehen, daß sie dem Protoplasma ein stark vacuoläres Aussehen verleihen (Fig. 84, 88). Oft stoßen mehrere Vacuolen zusammen, indem sie durch eine ganz schmale Protoplasmaschicht voneinander getrennt bleiben. Dadurch können riesige Vacuolen entstehen, die sich durch ihre Farblosigkeit von ihrer Umgebung hervorheben. Zuerst hatte ich irrtümlicherweise die Entstehung dieser Vacuolen im Protoplasma durch Anflösung der Wabenwände an verschiedenen Stellen zu erklären gesucht, wofür je mehrere Waben zu einer einzigen verschmelzen; schließlich bin ich durch Beobachtungen an extremen Fällen auf die richtige Genese derselben gekommen.

Durch die Ablagerung größerer Mengen von Reservestoffen können die Vacuolen bis zum gewissen Grade verdeckt werden.

Es ist nun die Frage, welche Bedeutung besitzen diese Vacuolen? Sie kommen vielleicht bei allen *Aggregata*-Arten vor, nur daß sie sich bei einzelnen durch ihre enorme Menge auszeichnen. Hervorzuheben ist zuerst, daß ihre lebhafteste Bildung mit der stärksten vegetativen Tätigkeit des Kerns zusammenfällt. Daher ist zuerst daran zu denken, daß wir es hier mit aus dem chemischen Stoffwechselprozeß resultierenden Exkretionsprodukten zu tun haben, welche für die weiteren Lebensprozesse der Zelle von keiner Bedeutung mehr sind und infolgedessen ausgeschieden werden müssen.

Andererseits können sie auch von einer größeren Bedeutung für die weitere Existenz der Zelle sein, indem sie später wieder eine Verwendung als Nahrungsstoffe oder sonstwie finden. Sollten wir es in ihnen mit Excretions-Spaltungsprodukten zu tun haben, so wäre zu erwarten, daß diese Vacuolen bei allen Arten gleich stark, oder in Proportion mit der Kernfunktion zur Ausscheidung kommen; das trifft jedoch kaum zu. Obwohl z. B. bei *A. légeri* der Kern am üppigsten zur Entfaltung seiner Tätigkeit kommt, werden diese Vacuolen bei dieser Art nicht gebildet, es gibt außerdem noch einige andere Arten, wo sie in einer sehr begrenzten Anzahl zum Vorschein kommen. Andererseits ist es nach ihrem weiteren Verhalten nicht ausgeschlossen, daß sie sich doch aktiv an dem Lebensprozesse des Parasiten beteiligen. Es scheint, daß sie im Protoplasma der Zelle in den späteren Stadien — etwa in dem Perlenstadium — eine Teilung erfahren, da sie dann viel kleiner aussehen. Bei der Bildung der Sporoblasten, d. h. im Perlenstadium kommen sie, wie ich hier vorausgreifen will, zwischen dieselben zu liegen. Nach deren Abschnürung werden immer mehrere Vacuolen von einem Sporoblasten aufgenommen, in dessen Innern sie sich zu einem einzigen meistens ovalen Körper vereinigen; inzwischen erleidet ihr Inhalt eine chemische Veränderung, wodurch sich der durch ihre Vereinigung entstandene Körper durch Eisenhämatoxylin viel stärker als der Kern selbst färbt. Hingegen werden sie durch Hämatoxylin-Grenacher z. B. sehr blaß tingiert; in diesem Zustande weisen sie eine homogene Struktur auf.

Zuerst dachte ich, daß diese Vacuolen-Bildung eine Spezialität des einen Geschlechts sein könnte, was sich jedoch nicht bestätigte, da die diesbezüglichen Beobachtungen ergeben haben, daß die Vacuolen sowohl bei den weiblichen, als auch bei den männlichen Parasiten zur Ausbildung kommen. Allerdings habe ich den Eindruck bekommen, daß sie bei den männlichen Parasiten mancher Arten in viel größerer Anzahl produziert werden als bei den weiblichen.

Nachdem der Parasit seine Wachstumsperiode abgeschlossen hat, treten Reifungserscheinungen auf, die, analog den früheren Arten, bei den beiden Geschlechtern verschieden verläuft. Zuerst findet sowohl bei den weiblichen als auch bei den männlichen Elementen eine starke Produktion von Chromatin statt. Zum Teil löst sich dieses Chromatin im Kernsaft oder es verteilt sich in Form von größeren Körnchen im Kerne. Der größte Teil wandert jedoch in das Protoplasma über, wo es weiteren Umwandlungen anheimfällt. Die Art,

wie diese Prozesse sich abspielen, nehmen unser Interesse stärker in Anspruch und verlangen daher eine nähere Beschreibung. Ich beginne mit der

B. Reifung und Kernteilung der männlichen Parasiten.

Am einfachsten geht sie bei *Aggregata arculata* n. sp. vor sich wo die im Kerne vorhandenen Chromatinkörnchen in das Protoplasma übertreten, welch letzteres ein grobkörniges Aussehen bekommt. Im Gegensatz dazu sieht der Kern äußerst fein granuliert aus. Seine Wabenstruktur ist infolge der großen Menge aufgelösten Chromatins vollkommen unterdrückt. Das in der Einzahl oder Mehrzahl vorhandene Caryosom verblaßt vollkommen.

Der Kern selbst verliert seine Eigenschaft, sich mit Chromatinfarbstoffen gut zu färben, daher erscheint er an mit E.H. gefärbten Präparaten vollkommen blaß. In Präparaten, welche mit Eosin nachgefärbt sind, erscheint er lebhaft rosarot gefärbt. Dieser Umstand kommt dem Studium der weiteren Kernveränderungen sehr zugute.

Bereits bei dem Beginn der Reifungserscheinungen wandert der Kern zur Oberfläche des Parasiten und tritt in Berührung mit ihr. Gleichzeitig damit bildet sich genau an dieser Berührungsstelle eine tiefe Grube, die äußerst ähnlich der Fovea germinativa der älteren Autoren ist, die bei den Eiern mancher Metazoen, insbesonders des Frosches beobachtet und als die Stelle betrachtet wurde, die zum Empfangen des Spermatiden bestimmt ist. Eine ähnliche Einbuchtung der Oberfläche wurde auch bei den Gregarinen in der neuesten Zeit beobachtet. Obwohl dieser Erscheinung eine weite Verbreitung bei weit entfernten Tiergruppen zukommt, ist ihre Bedeutung ganz rätselhaft. Der Kern umgreift diese Einbuchtung, oder mit anderen Worten letztere dringt in den Kern ziemlich tief hinein (Fig. 69). Wie es scheint, ist ihr Bestand von kurzer Dauer, da man sie bei etwas weiter vorgeschrittenen Stadien nicht mehr zur Beobachtung bekommt. Nun preßt sich der Kern stark an die Oberfläche an. Dadurch bekommt er eine abgeplattete Form. Ähnlich wie bei manchen früheren Arten bilden sich auch hier stumpfe Fortsätze, die den ganzen Kern stark dehnen und seinen Zerfall in mehrere, an Größe variierende Stücke herbeiführen (Fig. 71). In Fig. 70 ist ein Parasit gezeichnet, von dem ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob er zu derselben Art gehört oder nicht. Ich gewinne den Eindruck, daß er eine andere Art repräsentiert. Hier

hat sich der Kern ganz in die Länge gezogen und nach verschiedenen Richtungen stumpfe oder kolbige Auswüchse getrieben. Offenbar wäre er in allernächster Zeit in mehrere Stücke zerfallen. In seiner Nähe ist das ausgestoßene Caryosom noch zu sehen. Die so entstandenen Tochterkerne teilen sich nun weiter, indem sie sich in zwei Stücke einschnüren. Bei dieser Vermehrung nehmen die Kerne eine längliche Form an. Indem sie in ihrer Mitte eine Einschnürung erfahren, bekommen sie eine hantelförmige Gestalt. Diese Teilung wurde bereits von Schneider (1883) gesehen und folgendermaßen beschrieben: „Der Kern teilt sich an der Oberfläche des Parasiten durch Durchschnürung, indem er die Form eines Hantels oder „Os de grenouille“ annimmt; die so entstandenen Kerne umgeben sich mit einer Protoplasmapartie, die sich, nachdem sie eine Cystenhülle ausgeschieden hat, zur Spore verwandelt. Labbé macht ebenfalls ähnliche Angaben.

Aus der Darstellung Siedlecki's ist zu entnehmen, daß er die ersten Kernteilungen nicht beobachtet hat. Wie bereits erwähnt, färben sich die Kerne durch Chromatinfarbstoffe so gut wie gar nicht; infolgedessen werden sie an einfach gefärbten Präparaten übersehen. Erst in einer vorgeschrittenen Periode, wenn die ganze Oberfläche des Parasiten mit Kernen übersät ist, fangen sie an, sich wieder wie gewöhnliche Kerne zu färben. Die einzelnen Kerne verhalten sich ziemlich unabhängig voneinander, indem sich einzelne früher zu färben anfangen als die übrigen; einen solchen Kern hat Siedlecki irrtümlicherweise als die erste Spindel oder richtiger als die erste Teilung des durch die Vereinigung von männlichem und weiblichem Kern entstandenen Syncaryon angesehen. Ich habe auch genau dieselben Figuren gesehen. Bei sorgfältiger Beobachtung habe ich jedoch immer die übrigen Kerne gesehen, die infolge ihrer ungenügenden Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen sich der Beobachtung leicht entziehen.

Siedlecki hat also Kernteilungen von männlichen Parasiten für weiblich gedeutet. Die ersten Kernteilungen der männlichen Parasiten hat hingegen keiner der früheren Forscher gesehen.

Siedlecki läßt nämlich die Spermatidenkerne durch eine „multiple“ Teilung des Hauptkernes entstehen. Nach ihm bilden sich in dem Caryosom viele Chromatinkörnchen, die in den Kern überwandern; von dort treten sie ins Protoplasma des Parasiten über, wo sie weiter zu dessen Oberfläche wandern. Hier sollen sie anfangen, sich an einzelnen Stellen zu konzentrieren, wodurch die neuen Kerne entstehen.

Nachdem sich letztere auf direkte Weise noch einige Male geteilt haben, werden die definitiven Spermatidenkerne gebildet. Nach meinen Beobachtungen trifft dies bei keiner einzigen Art zu. Die Auswanderung der Chromatinkörnchen findet wohl statt, hat mit der Bildung der Microgameten jedoch nichts zn tun. Diese Körnchen stellen trophisches Chromatin dar nnd sind dem Untergange geweiht d. h. sie wandeln sich in andere Bestandteile der Zelle um. Viel deutlicher tritt diese Erscheinung bei den im folgenden zu beschreibenden Arten anf.

Sowie die Kerne sich von nenem zu färben anfangen, deutet es daranf hin, daß die Kernvermehrung ihrem Ende hinneigt, denn es finden höchstens noch einige Teilungen statt. Dieselben unterscheiden sich jedoch bedeutend von den vorhergehenden, da sie sich jetzt auf einem mehr indirekten Weg vermehren. Sie weisen jetzt eine birnförmige Gestalt auf; mit dem spitzen Ende sind sie nach außen gekehrt und ragen stark über die Parasitenoberfläche empor. Bei vielen Arten ist an der Spitze des Kernes ein großes Körnchen zu sehen, das, ähnlich wie bei den vorhergehenden Arten, wie eine Art Centrosom seine Teilung leitet, daher will ich hier nicht mehr darauf eingehen. Die Chromatinkörnchen ordnen sich in mehr oder minder dentlichen Reihen an.

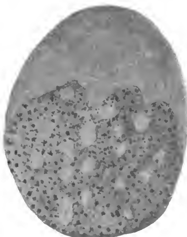


Fig. J. *Aggregata sp.?* Der ganze Parasit. Der Kern kappenförmig aufsitzend. 1200 : 1.

In Fig. J ist ein Parasit gezeichnet, von dem ich, infolge des Mangels anderer Stadien, nicht bestimmen konnte, zu welcher Art er gehört. Er ist jedoch dnrch die Lage des Kernes äußerst interessant. Derselbe ist bereits ganz an die Oberfläche des Parasiten ausgerückt und sitzt wie eine Art Kappe dem Protoplasma auf. Er zeichnet sich durch seine Farblosigkeit und durch seine feine Strnktur aus. Hingegen sieht das Protoplasma infolge der vielen Vacuolen ziemlich weitwabig ans. Außerdem ist eine große Menge von Chromatinkörnchen vorhanden, die zweifelsohne aus dem Kerne ausgetreten sind und das trophische Chromatin darstelleu.

Der Kern ist eben im Begriff sich zu teilen und hat für diesen Zweck längere und kürzere Fortsätze gebildet, die auf die Oberfläche des Parasiten sich wie die Tentakel einer Meduse ausbreiten. Sie führen sicherlich die Kernteilung durch. Dieser Parasit ist wahrscheinlich keine große Seltenheit, nur daß sein Kern in diesem Stadium, da seine übrige Struktur sich nicht viel von manchen anderen Arten unterscheidet, sich nur an günstig gemachten Schnitten erkennen läßt.

Viel komplizierter sind die Chromatinfiguren, die uns während der Reifung des männlichen Kernes von *Aggr. eberthi* entgegentreten. Bei dieser Art bleibt während seiner vegetativen Tätigkeit eine Knospung des Caryosoms aus. Daher zeichnet er sich durch seine Größe aus. Während eines großen Teiles seines Wachstumes ist er einheitlich; erst kurz vor der Differenzierung des Parasiten in männliche und weibliche Tiere bildet sich in ihm eine Rindenschicht und eine innere Partie. Es löst sich zuerst das Chromatin in seinem Innern an vielen Stellen auf, wodurch eine Anzahl großer Vacuolen entstehen. Die dazwischen verlaufenden Chromatinstränge bilden ein grobes Netzwerk, letzteres hat eine kugelige Gestalt und ist von der Rindenschicht scharf getrennt (Fig. 73). Das sich auflösende Chromatin tritt aus dem Caryosom heraus und verteilt sich in Form von zarten Chromatinfäden in dem feinwabigen Kern, wo es ein lockeres Netzwerk bildet. Es sind auch einzelne größere Chromatinkörnchen hie und da zu sehen. Die Auflösung des Chromatins im Innern des Caryosoms setzt sich weiter fort, wodurch sein Gerüst zerstört wird. Aus seinen Balken entstehen eine Anzahl größerer und kleinerer Chromatinkugeln, die regellos in der inneren Partie des Caryosoms verteilt sind (Fig. 74). Der größte Teil derselben löst sich jedoch vollkommen auf oder zerfällt in feinen Staub und erfüllt vollkommen das Caryosom. Gleichzeitig verliert letzteres die Färbbarkeit mit Chromatinfarbstoffen, infolgedessen zeigt seine innere Partie eine große Neigung zu den sauren Farbstoffen. Die Rindenschicht löst sich an einer Stelle ebenfalls auf, wodurch eine Micropyle entsteht, durch welche das Chromatin auszuströmen beginnt, um sich im Kerne zu verteilen. Dadurch wird das bereits angedeutete Chromatinnetzwerk sehr verstärkt. Insbesondere tritt diese Erscheinung in den späteren Stadien deutlich hervor, da sich die Chromatinkörnchen enger zusammenziehen und dichtere Chromatinstränge hervorrufen (Fig. 75). Zuerst sind aber letztere sehr locker, wodurch das Gerüst stark verschwommen aussieht. Da sich auch eine große Menge von Chromatin im Kernsaft auflöst, ist seine alveoläre Struktur jetzt stark

verdeckt. Gleichzeitig mit der Chromatinauswanderung aus dem Caryosom kommt es auch zur Bildung von Vacuolen im Innern des Kernes. In Fig. 75 sieht man bereits deren mehrere; einige sind bereits im Begriff auszuwandern.

Zur Teilung wandert der Kern zur Oberfläche. Gleichzeitig wandert der größte Teil des Chromatins aus dem Kern heraus, ein ganz kleiner Teil davon bleibt im Kern übrig und sammelt sich an einer Stelle in der äußeren Hälfte des Kernes in Form von verschwommenen Fäden, die in einem Punkt an der Oberfläche des Parasiten zusammenlaufen. Diese Fäden stellen zweifelsohne das Geschlechtschromatin dar und können als Chromosomen angesehen werden. Nur in dem Punkt, wo letztere zusammenlaufen, tritt der Kern in unmittelbare Berührung mit der Oberfläche des Parasiten, sonst ist er überall durch eine mehr oder minder breite Protoplasmaschicht von ihm getrennt. Jetzt beginnt die Kernteilung, die auf eine merkwürdige Weise vor sich geht und sehr an die weiblichen Parasiten erinnert.

An der Stelle, wo Kern und Oberfläche sich berühren, findet eine Verdoppelung des Centrums, in welchem die Chromatinfäden zusammenlaufen, statt; gleichzeitig damit werden die Enden der inzwischen verdoppelten Chromatinfäden in zwei gespalten, wodurch zwei Centren entstehen, in welche die gespaltenen Enden der Chromatinfäden zusammenlaufen. Dieselben fangen an, auseinanderzurücken, indem sie die Trennung der Fädenhälften immer stärker treiben; da sich zwischen die auseinanderweichenden Centren eine Plasmapartie einschiebt, entstehen zwei Punkte, in denen jetzt der Kern in Berührung mit der Parasitenoberfläche steht. Von einem Punkt bis zum anderen verlaufen die Chromatinfäden. Bald fängt ganz auf dieselbe Weise eine neue Teilung der betreffenden Punkte an, die sich weiter rasch wiederholt. Dadurch werden eine große Anzahl von Punkten gebildet, in denen der Kern unmittelbar an die Oberfläche kommt. Von einem Punkt bis zu dem nächsten verlaufen die Chromatinfäden, die sicher eine Teilungsspindel darstellen. Letztere steht mit ihrer nächsten durch die noch einheitlichen Enden der Chromosomen in Verbindung, da alle zwei aus einer älteren Spindel herrühren, die ihre Teilung noch nicht vollzogen hat. Die noch einheitlichen Fadenenden laufen wieder mit ihren Chromosomenenden anderer Spindeln zusammen usw. (Fig. J1). Zur Veranschaulichung will ich das ganze Netz von Teilungsfiguren mit einem dichotomisch verzweigten Baum vergleichen, dessen Stamm die ursprünglichsten einfachen Chromosomen darstellt; er verzweigt

sich, die Tochteräste bilden ihrerseits nene Zweige usw. und zwar entspricht hier jede Verzweignng einer Spindel, welche die Chromosomenanlagen aller weiterfolgenden Spindeln enthält. In dem Maße, wie diese Teilung vor sich geht, plattet sich der Kern immer mehr ab und nimmt die gewölbte Form der Parasitenoberfläche an (Fig. J 1).



Fig. J 1. *Aggregata eberthi.*
Die Anfangskernteilungen; der Kern ist noch einheitlich; die Chromosomen der einzelnen Spindeln laufen mit ihren hinteren Enden zusammen. 800 : 1.

Der ganze Prozeß erinnert lebhaft an die Teilung der weiblichen Kerne von *A. légeri.* Der Unterschied besteht nur darin, daß dort der ganze Kern aufgelöst wird; es bleibt von ihm nur die erste Spindel mit ihren Chromosomen übrig; hier bleibt hingegen außer den Chromosomen noch der ganze Kern erhalten, indem er nur das trophische Chromatin in Form von größeren und kleineren Körnchen iu das Protoplasma ausstößt. Ähnliche Verhältnisse sind uns bei den männlichen Tieren mehrerer Arten (*Aggregata légeri, spinosa* usw. gegeben, nur daß das Caryosom dort zuerst nicht aufgelöst wird, sondern sich an der Vermehrung beteiligt, so daß bei den Endteilungen jedem Kerne ein Caryosom zukommt.

Der Kern plattet sich nach und nach stark ab, wobei er sich gleichzeitig nach verschiedenen Seiten so stark dehnt, daß einige mehr oder minder selbständige Partien entstehen, die sich später vollkommen lostrennen.

Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch zwei andere Arten erwähnen, von denen ich auch einige Abbildungen gebe. *Aggregata sp.* (?) zeichnet sich durch die Struktur ihres Plasmas aus, das so stark vacuolisiert ist, daß es das Aussehen einer pflanzlichen Zelle bekommt. Da ich nicht die Gelegenheit hatte, frühere Stadien von dieser Art zu beobachten, kann ich nicht beurteilen, ob alle Vacuolen aus dem Kerne herstammen. An der Oberfläche des Parasiten sind sie nicht vorhanden, infolgedessen macht es den Eindruck, als ob der Parasit eine besonders differenzierte Rindenschicht besäße. Das trifft jedoch kaum zu, da eine scharfe Grenze nicht vorhanden ist; die Verengung der Waben ist eine allmähliche. Der Kern weist eine geflammte Form auf und enthält mehrere starke Chromatinfäden, woraus ich schließe, daß wir einen männlichen Parasiten vor uns haben. Die Kernstruktur ist feinwabig. Auf dem Schnitte tritt uns das Caryosom in Form eines Ringes entgegen. Nach dessen Struktur und Aussehen zu urteilen, ist es bereits in starkem Zerfall begriffen (Fig. 88). Die weitere Kernteilung habe ich nicht beobachten können. Der in Fig. 1 dargestellte Parasit unterscheidet sich von dem vorhergehenden dadurch, daß sein Protoplasma feinwabig ist; durch die große Menge des aus dem Kern ausgewanderten Chromatins färbt es sich sehr stark und weist eine mehr körnige Struktur auf. Der Kern hat dasselbe Aussehen, wie bei der vorhergehenden Art, nur daß er eine größere Anzahl von großen variierenden Caryosomen enthält. In Fig. 75 ist wieder ein anderer Parasit gezeichnet, der zwar dieselbe Protoplasma- und Kernstruktur wie die vorhergehende Art aufweist, sich von derselben aber dadurch unterscheidet, daß er niemals eine Größe von 40—45 μ überschreitet und die kleinste Art darstellt, die ich bis jetzt in *Sepia* beobachtet habe, weshalb ich sie als *Aggregata minima* n. sp. bezeichnen will. Der Parasit ist vollkommen erwachsen, da wie aus der Figur zu ersehen ist, sein Kern sich zur Teilung anschickt. Er ist bereits zur Oberfläche gewandert.

C. Reifung und Kernteilung der weiblichen Parasiten.

Wie überall, so tritt auch hier beim Beginn der Reifungserscheinungen aus dem Caryosom viel Chromatin in Form von an

Größe variierenden Körnchen heraus. Nur ein Teil von diesem Chromatin verteilt sich in gelöstem Zustande im Kern, der übrige Teil wandert ins Plasma über. In Fig. 84, 87 ist die Chromatinauswanderung aus dem Caryosom und sein Übertritt ins Plasma sehr klar zu sehen. Das Caryosom ist entweder in Einzahl vorhanden, dann zeichnet es sich durch seine Größe aus, oder es entstehen durch Knospung deren mehrere.

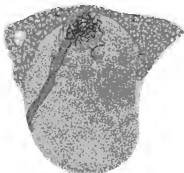


Fig. M 1. *Aggregata sp.?* Der Kern mit dem sich zu einem Haarwickel umwandelnden Idiochromatin. 1250 : 1.

Die Differenzierung des Geschlechtschromatins geht nicht so deutlich vor sich, daher habe ich sie nicht so gut wie bei *Aggr. légeri* verfolgen können. Immerhin habe ich viele Stadien gesehen, aus denen man den ganzen Prozeß leicht verstehen kann. Zuerst bilden sich im Kern viele längere und kürzere Chromatinfäden, die zu dessen Oberfläche hinwandern, wo sie ein lockeres Bündel bilden. Die einzelnen Fäden gehen aber bald wieder auseinander (Fig. M 1) und fangen an, sich an der Oberfläche des Kerns an einer Stelle zu verkürzen, wodurch die Chromosomen der ersten Spindel entstehen. Diese letzteren laufen zuerst wirr durcheinander. Um dieselbe Zeit differenziert sich in der äußeren Hälfte des Kerns, an derselben Stelle, an welcher sich die Chromosomen zusammenziehen, eine dichtere Partie, um die herum sich die Chromosomen anordnen. Diese dichtere Partie, die die erste Anlage der Teilungsspindel darstellt, wird von einem Teil des achromatischen Liningerüstes des Kerns gebildet. Manchmal ist diese Anlage so dicht, daß sie keine Struktur mehr erkennen läßt und homogen aussieht.

Andererseits konnte ich auch solche Fälle beobachten, wo sich diese Spindelanlage (Knospe) sehr frühzeitig differenziert, bevor noch die Chromosomen definitiv angelegt waren. In diesem Falle bilden sie sich erst etwas später (Fig. 77). Zu diesem Zweck treten zuerst ganz feine, kaum färbbare Fäden auf, die zu der Spindelknospe hinlaufen. Ins Innere des Kernes dringen sie mehr oder minder weit hinein. Bald werden diese Chromatinfäden bedeutend stärker, indem sie gleichzeitig an Färbbarkeit gegen Chromatinfarbstoffe zunehmen. Es ist schwer zu entscheiden, ob ihr Wachstum auf mechanischem

Wege, d. h. durch Aufnahme von Chromatin aus ihrer Umgebung in geformtem Zustande hervorgerufen wird, oder ob sie das zu ihrem Wachstum nötige Trophochromatin (Nahrung) in gelöstem Zustande aufnehmen und in Idiochromatin umarbeiten. Letztere Möglichkeit hat die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Es treten in den sich zuerst gleichmäßig färbenden Chromosomenanlagen einzelne sich stärker färbende Punkte (Microsomen) auf (Fig. M. 2), die wohl durch eine chemische Veränderung der Chromosomensubstanz hervorgerufen werden.

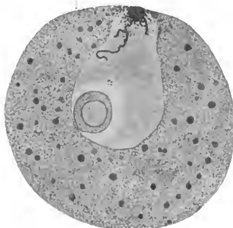


Fig. M 2. *Aggregata sp.?*

Ich konnte leider nicht feststellen, ob diese Verschiedenheit in der Ausbildung der Chromosomen resp. der ersten Spindel mit verschiedenen Arten verknüpft ist, wie ich es vermute, oder ob es sich hier nur um einfache, in einer und derselben Art vorkommende Variationen handelt. Die weiteren Prozesse sind einheitlich. Die Knospe fängt an, sich in die Länge zu dehnen, dabei differenziert sich eine immer deutlicher auftretende Strahlung, die einen stumpfen Kegel bildet, welcher sich bald an seiner Spitze spaltet. Dadurch kommt eine schöne Spindel zustande, in deren Mitte die Chromosomen zu liegen kommen (Fig. 78). Auch hier werden also die Chromosomen samt der Spindel aus dem Kern herausdifferenziert. Jetzt fängt die Zerstörung des ganzen Kerns an, die ganz auf dieselbe Weise vor sich geht wie bei *Aggr. légeri*. Das Protoplasma dringt in den Kern hinein und bemächtigt sich größerer und kleinerer

Teile desselben, die sich in ihm bald auflösen. Diese Zerstörung geht so lange vor sich, bis der ganze Kern zugrunde gegangen ist und nur die erste Spindel von ihm übrig bleibt. Jetzt fängt eine rasche Kernvermehrung an, die ganz auf dieselbe Weise verläuft, wie bei der vorhin erwähnten Art; infolgedessen kommen wieder dieselben Bilder zustande, so daß ich mir wohl die Mühe sparen konnte, hier eine genaue Beschreibung darüber zu geben. Hier will ich nur hervorheben, daß ein Centriol nicht vorkommt, mindestens habe ich es vergebens gesucht. Während des Perlenstadiums wird die Spindelbildung immer undeutlicher und es macht den Eindruck, als ob die letzten Teilungen auf direkte Weise sich abspielen. Außerdem erfährt die Oberfläche des Parasiten so starke Einfaltungen, daß wir wieder die uns von den Gregarinen her bekannten Formen bekommen (Fig. X 1). Beim Zerfall des Parasiten in Sporoblasten wird das ganze Tier verbraucht, so daß kein Restkörper übrig bleibt.

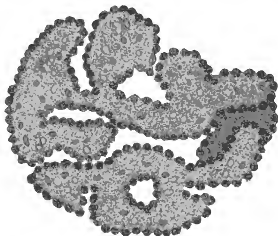


Fig. X 1. *Aggregata mingazzini.* Das Perlenstadium. 600 : 1.

Bei *Aggregata eberthi* bildet das Geschlechtschromatin längere Zeit einfache, nach verschiedenen Richtungen verlaufende Fäden. Sie laufen gewöhnlich in einem Punkt zusammen (Fig. X 2). Langsam verkürzen sie sich zu diesem Punkt und bilden auf diese Weise die Chromosomen der ersten Spindel. Offenbar vereinigen sich zwei oder mehrere Fäden zur Bildung eines Chromosoms. Ob es aber bei dieser Art zur Bildung von einer richtigen protoplasmatischen

Spindel kommt, oder die Chromosomen einfach zu einem bestimmten Punkt an der Oberfläche des Kerns zusammenlaufen, wie dies bei manchen anderen Arten der Fall ist, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. In Fig. N 3 u. 4 gebe ich zwei Bilder, welche zwei nacheinander folgende Schnitte eines und desselben Tieres darstellen.

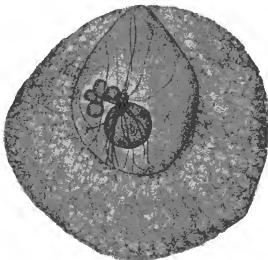


Fig. N 2. *Aggregata eberthi.* Mit differenziertem Idiochromatin. 1000:1.

Die Chromosomen laufen zu bestimmten Punkten an der Oberfläche zusammen. Offenbar sind diese Punkte durch eine successive Teilung eines einzigen Punktes entstanden. Wahrscheinlich gehören sie zu einer anderen Art, weil das Protoplasma nicht vacuolisiert ist.

Die erste Spindel von *Aggregata* sp.? zeichnet sich dadurch aus, daß ihre Strahlung viel schwächer ist; außerdem, daß nur vier Chromosomen vorhanden sind (Fig. 79). Ich glaube, daß auch die in Fig. N 5 dargestellte Spindel zu derselben Art gehört. Beide sind Hämatoxylinpräparate, infolgedessen sind die Chromatinkörnchen und die Reservenahrung im Protoplasma nicht gefärbt.

Eine schöne erste Spindel von *Aggr. frenzeli* ist in Fig. 80 dargestellt. Dieselbe ist ganz in einem einzigen Schnitt enthalten, der ganz oberflächlich geführt worden ist, d. h. der Parasit ist gerade angeschnitten. Die Spindel ist bei oberflächlicher Einstellung zu sehen; sowie man die Micrometerschraube tiefer dreht, verschwindet sie, indem der darunter liegende Kern mit seinem Caryosom zum

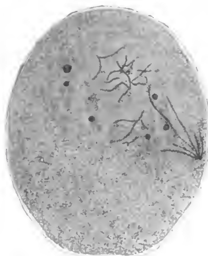


Fig. N3.



Fig. N4.

Fig. N3 u. 4. *Aggregata eberthi.* Die Anfangskernteilungen. 1000 : 1.

Vorschein kommt; derselbe zeigt zuerst eine scharfe Umgrenzung, die jedoch beim weiteren Drehen der Micrometerschraube nach und nach licher wird, bis sie vollkommen verschwindet, wodurch kein Kern mehr zu unterscheiden ist. Daraus darf geschlossen werden, daß der Kern bereits in Auflösung begriffen ist.



Fig. N5. *Aggregata sp.?* Die erste Spindel. 800 : 1.

Die feinen Strahlen der Spindel von jedem Pol laufen zu einer ansehnlichen Sphäre zusammen, in der man, wenigstens links, einige Chromatinkörnchen dentlich unterscheiden kann. Man könnte sie vielleicht als Centriolen deuten. Leider gelang es mir nicht, vorhergehende nnd spätere Stadien zu finden, um festzustellen, ob wirkliche Centriolen vorhanden sind, oder ob es sich nicht um andere von EH schwarz gefärbte Körner handelt. Da ich in anderen senkrecht zu diesem geführten Schnitten weder bei dieser noch bei einer anderen Art eine von der Strahlung getrennte Sphäre beobachtet habe, glaube ich, daß sie hier in Wirklichkeit auch nicht existiert. Sie stellt vielmehr einen Querschnitt der mittleren Spindelfasern dar, zu denen die übrigen Plasmastrahlen hinlaufen. Dieselben verdanken ihre Entstehnng dem achromatischen Liningerüst des Kerns und behalten, wie es scheint, stärker den Farbstoff. Da einzelne dieser Fasern sich dnrch ihre Dicke auszeichnen, könnte jedes Körnchen in dem etwas stärker differenzierten linken Pol einem Querschnitt einer

Faser entsprechen. Nach diesem Bilde ist die Zahl der Chromosomen 8, da ich sie aber an anderen Präparaten nicht kontrollieren konnte, weiß ich nicht, wie weit sie der Wirklichkeit entsprechen.

In den späteren Stadien der Kernvermehrung bleibt die Polstrahlung im Gegensatz zu vielen anderen Arten deutlich erhalten, wie dies aus Fig. 81 u. 82 zu ersehen ist. Allerdings scheint es, als ob es ein Stadium gäbe (Fig. 83), in welchem der Kern eine dichtere Struktur annimmt und sich äußerst schwach färbt. Hier teilt er sich fast direkt durch einfache Durchschnürung, wodurch die typische Hantelform hervorgerufen wird, nur daß seine Enden hier etwas schärfer zugespitzt sind. Erst bei den letzten Teilungen ordnet sich das Chromatin in deutlichen Reihen bis zu individualisierten Chromosomen an; gleichzeitig damit tritt die Spindelbildung von neuem deutlich auf.

Bei *Aggregata arcuata* n. sp. ruft der Kern im Protoplasma sehr interessante Strahlungserscheinungen hervor, die ich hier mit einigen Worten darstellen will. Fig. 84 stellt ein Stadium dar, wo das Caryosom ziemlich am Ende seiner Tätigkeit angelangt ist. Das trophische Chromatin ist bereits aus dem Kern herausgetreten und hat sich in Form von kleinen Körnchen in großer Menge überall im Protoplasma verteilt. Das letztere ist stark vacuolär. Die aus dem Kern herausgetretenen Vacuolen zeigen eine deutlich radiäre Anordnung, infolgedessen zeigt auch das zwischen dieselben verlaufende Plasma denselben Verlauf. Der Kern ist mehr zur Peripherie gerückt und durch einen kegelförmigen Auswuchs mit der Oberfläche in Berührung gekommen. Gerade um die Spitze dieses Kegels ist das Plasma viel deutlicher radiär angeordnet, so daß er wie ein Centrum aussieht, von wo aus eine Protoplasmastrahlung ihre Entstehung nimmt und sich mehr oder minder weit nach allen Seiten im Parasiten ausdehnt. In der unmittelbaren Nähe des Kernauswuchses ist die Strahlung viel deutlicher, indem das Protoplasma in einzelnen Zügen stärker verdichtet ist. Außerdem ist noch zu bemerken, daß eine stärkere Färbbarkeit um den Kern an dieser Stelle bemerkbar ist, was wohl als Folge einer stärkeren Chromatinanhäufung anzusehen ist.

Ich glaube die ganze strahlige Struktur auf einen lebhaften Stoffaustausch zurückführen zu müssen, der um diese Zeit zwischen Kern und Protoplasma unterhalten wird. Verschiedene Anzeichen sprechen nämlich sehr dafür, daß das Chromatin in gelöstem und geformtem Zustande durch diesen Kegel in viel größerem Maßstabe aus dem Kerne ausströmt, als aus der übrigen Kernoberfläche.

Sicherlich kommt dieser Erscheinung noch irgend eine weitere Bedeutung zu. Darüber konnte ich mir jedoch keine Klarheit verschaffen.

Man könnte auch an einen Empfängnishügel bei einer eventnellen Befruchtung denken, doch habe ich in dieser Hinsicht keine Anhaltspunkte gewonnen.

Oft springt der Kegel ganz frei über die Parasitenoberfläche hervor. Dann ist natürlich an dieser Stelle keine Strahlnng zu konstatieren. Die Spitze zeigt eine fein granulierte Struktur. Fig. O stellt einen mehr oberflächlichen Schnitt dar. Unter der Spitze selbst ist die Strahlnng deutlich ausgebildet. Das Protoplasma hat sich hier

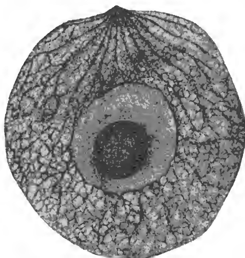


Fig. O. *Aggregata arcuata* (?). 600 : 1.

in kräftige Fasern verdichtet, die sich weit im Parasiten fortsetzen. In Fig. 91 ist die Plasmastrahlung hingegen äußerst fein; um den Kegel sieht man nur längere streifenförmige Chromatinstäbe, die sich mit Boraxkarmin diffus gefärbt haben. Gerade in dieser ausgezogenen Stelle des Kernes sind mehrere Chromatinfädchen zu sehen, die möglicherweise den soeben eingedrungenen Spermatiden darstellen. Dann hätten wir es in einem solchen Falle mit einem Empfängnishügel der reifen Zelle zu tun. Ich will noch hervorheben, daß an der anderen Seite des Kernes ein lockeres Bündel von Chromatinfäden zu sehen ist, das in einem solchen Falle das

weibliche Geschlechtschromatin darstellen würde. Leider konnte ich die darauffolgenden Stadien nicht zu Gesicht bekommen.

Während des Perlenstadiums faltet sich der Parasit zu einem Körper, dessen Querschnitt die in Fig. O 1 gezeichnete bogenförmige Gestalt aufweist, daher auch der Artname des Parasiten.

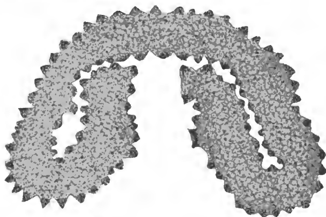


Fig. O 1. *Aggregata arcuata.* Das Perlenstadium. 600 : 1.

Bei *Aggregata eberthi* faltet sich die Oberfläche des Parasiten viel stärker, wodurch ein sehr unregelmäßiger Körper entsteht, dessen Querschnitt in Fig. P dargestellt ist.

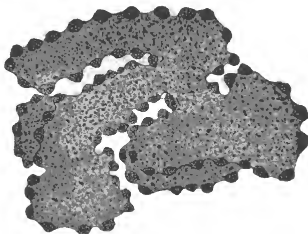


Fig. P. *Aggregata eberthi.* Das Perlenstadium. 600 : 1.

Auf Präparaten, die mir Herr Prof. Léger zur Verfügung stellte, habe ich die vorgeschrittenen Stadien von *Aggregata mamillana* beobachtet, die ich hier wegen mancher interessanten Eigentümlichkeiten und der Vollständigkeit halber vorführen will. Diese Art zeichnet sich dadurch aus, daß die Kerne in dem Perlenstadium mit einer größeren Protoplasmapartie weit über den übrigen Körper vorspringen. Die Teilung derselben wird von einem Chromatinkörnchen geleitet, das genau wie ein Centriol aussieht. In Fig. 85 sind drei Stadien der Kernteilung dargestellt. In dem einen hat das Centriol eine Teilung erfahren und die Tochtercentriolen sind ziemlich weit voneinander abgerückt, indem sie das Centrum einer feinen zum Kerne hinlaufenden Strahlung darstellen. Die Kernteilung selbst ist durch eine ganz schwache Furche, die auf seiner äußeren Seite aufgetreten ist, angedeutet. Im nächsten Stadium ist eine vollkommene Spindel zu sehen; das Chromatin ist etwas zu undeutlich umgrenzt. Die beiden Tochterkerne befinden sich noch in breiter Verbindung miteinander; das Centriol hat sich jedoch zur nächsten Teilung vorbereitet, indem es sich bereits verdoppelt hat; im dritten Stadium ist der selbständige Tochterkern gezeichnet. Hier haben wir also ein wirkliches Centriol vor uns, das sich genau so verhält wie bei vielen Gregarinen (z. B. *Monocystis*) und vielen Metazoen. Die ausgebildeten, jedoch noch nicht losgelösten Sporoblasten haben die Form längerer oder breiterer Zitzen — daher der Artname —, deren Spitze vom Kern eingenommen ist. Die letzteren bestehen aus kleinen Chromatinkörnchen, einige derselben vereinigen sich am inneren Rand des Kernes zu einem größeren Stäbchen bis halbmondförmigen Stück (Fig. 86).

12. Befruchtungserscheinungen.

Als ich (1906a) mich entschloß, die *Aggregata* im Gegensatz zu den übrigen Forschern nicht zu den Coccidien, sondern zu den Gregarinen zu rechnen, ließ ich mich von morphologischen und cytologischen Gründen leiten; ferner sah ich in den Sporoblasten Kernbilder, die ich als eine Befruchtung deuten zu müssen glaubte. Im Laufe der weiteren Untersuchungen hat es sich jedoch herausgestellt, daß viele von diesen Kernfiguren mit der Befruchtung nichts zu tun haben, daß sie vielmehr als Teilungsstadien betrachtet werden müssen. Es bleibt nur ein kleiner Teil dieser Figuren übrig, welche man als Befruchtungserscheinungen ansehen könnte. Die Beweiskraft dieser Figuren ist jedoch durchaus unzureichend, um die Gre-

garinennatnr, der *Aggregata* darans zu folgern. Es sind vielmehr in dieser Hinsicht neue Untersnchnngen notwendig. Im folgenden werde ich mich damit begnügen, der betreffenden Figuren knrz Erwähnnng zu tun.

Nachdem die Kernteilungen zn Ende geführt sind, zerfällt der große, stark gefaltete Körper des Parasiten in so viele Partien, wie Kerne vorhanden sind; dabei bleibt kein Restkörper wie bei den Gregarinen übrig.

Die Form der znr Abschnürung kommenden Sporoblasten ist verschieden, doch ist sie für jede einzelne Art ziemlich konstant. Bei *Agg. légeri* ist sie schwach länglich oval, von einer Größe von 17—19 μ, an den beiden Enden breit abgerundet (Fig. 92). Bei *Aggr. spinosa* ist sie hingegen fast rund, 25—27 μ groß (Fig. 95). Anch bei *Aggr. jacquemeti* ist sie von derselben Gestalt, doch überschreitet sie hier kaum eine Größe von 15—18 μ (Fig. 100, 101); bei *Aggregata* sp.? ist sie ebenfalls fast kugelig, dafür aber anf der Seite, wo sich der Kern befindet, scharf konusförmig ausgezogen (Fig. Q1), von ähnlicher Gestalt ist anch der Sporoblast von *Aggregata sp.*,? nnr daß die konusförmige Verjüngung hier viel niedriger ist, außerdem ist sie scharf abgesetzt (Fig. Q4). Bei den in der *Sepia* vorkommenden Arten ist die Gestalt der Sporoblasten anch sehr variierend.

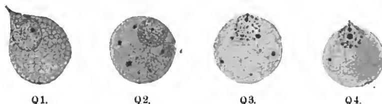


Fig. Q1—4. *Aggregata sp.*? Sporoblasten. 200 : 1.

Bei *Aggregata arcuata* ist sie dreieckig, bis konusförmig, oft ist das eine Ende stark ansgezogen (Fig. 102 a, b). Später rnnden sie sich jedoch ab; ihre Größe ist bedentend kleiner, sie überschreitet kanm 8 μ; bei *Aggr. mamillana* haben sie eine zitzenförmige Gestalt (Fig. 86), die sie jedoch bald nach der Loslösung verlieren, indem sie sich abrunden.

Das Plasma der Sporoblasten ist von einer mehr oder minder groben vacuolären Struktur. Die großen Vacnolen, die im Plasma der meisten Arten in ihrem ansgewachsenen Znstande vorhanden sind, erfahren während der Kernteilungen eine Zerkleinerung, indem

sie sich gleichzeitig gleichmäßig im ganzen Plasma verteilen, wodurch sie demselben eine gleichmäßige Struktur verleihen. Im Plasma der Sporoblasten sind außerdem kleinere Körperchen zerstreut, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färben und bei der Differenzierung die Farbe sehr stark behalten. Der Kern befindet sich im Anfang an dem äußeren, meistens verjüngten Ende des Sporoblasten und besteht aus einzelnen größeren oder kleineren Chromatinkörnchen, die durch feine Lininfäden miteinander in Verbindung stehen. Oft zeichnet sich eines dieser Körnchen durch seine beträchtlichere Größe aus und könnte als ein Nucleolus oder Caryosom angesehen werden; bei manchen in *Sepia* vorkommenden Arten (*Aggr. eberthi*) sammeln sich am inneren Rande des Kernes einige Körnchen an einer Stelle etwas dichter und bilden ein rundes oder halbmondförmiges Chromatinkörperchen, welches jedoch eine lockere Struktur aufweist und seine Bestandteile deutlich zeigt. Es macht mir den Eindruck, als ob diese Chromatinverdichtung die Kernteilung leite. Der Kern ist bei manchen Arten nach außen stark zugespitzt, bald rundet er sich jedoch ab.

Bei *Aggregata légeri* vereinigen sich die einzelnen Körnchen miteinander zur Bildung eines langen, knäuelförmig ineinander geschlungenen Chromatinfadens, welcher aus einzelnen Körnchen besteht; letztere verleihen dem Faden ein rosenkranzähnliches Aussehen. Es findet eine frühzeitige Spaltung des Fadens seiner ganzen Länge nach statt, was auf eine Vorbereitung zur Kernteilung hin- (Fig. 92) deutet.

Bei *Aggr. spinosa* zieht sich das Chromatin zuerst an einer Stelle dicht zusammen, indem es sich gleichzeitig zu mehreren größeren Körnchen vereinigt, so daß der übrige Kern vollkommen chromatinfrei erscheint (Fig. 95).

Die Bilder, die mich in meiner vorläufigen Mitteilung dazu bewogen haben, *Aggregata* zu den Gregarinen zu stellen, geben uns die Figuren 100, R 1 u. 2, welche zu *Aggregata jacquemeti* gehören. Hier liegt der Kern des Sporoblasten in der Mitte oder etwas excentrisch; außerdem sieht man noch an der Oberfläche eine spermatidenähnliche Ansammlung von Chromatinkörnchen, welche entweder unregelmäßig verteilt sind oder deutliche Reihen bilden. Das die Körnchen umgebende Protoplasma hat gewöhnlich eine andere Struktur als dasjenige des Sporoblasten; oft setzt es sich weiter auf die Oberfläche fort, ohne dabei Chromatinkörnchen in seinem Innern aufzuweisen (Fig. R 1 u. 2). Leider liegen mir weitere unmittelbar folgende Stadien nicht vor. Es ist nicht ausgeschlossen,

daß diese Bilder Stadien nach der ersten Kernteilung vor der Bildung der Sporozoitenkerne sind. In diesem Falle dürfte es sich um eine etwas abnorm verlaufende Kernteilung handeln. Hervorzuheben ist, daß der Sporoblast hier noch keine Cystenhülle aufweist.

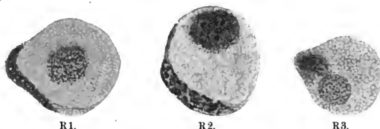


Fig. R 1—3. *Aggregata jacquemeti.*
Zwei Bilder, die möglicherweise Befruchtungsstadien darstellen; der längliche Kern wäre als Spermatidenkern zu deuten. 1800 : 1.

Jedoch habe ich bei manchen anderen Arten neben dem rundlichen, sich schwach färbenden Kern im Protoplasma oft eine andere kernähnliche Chromatinansammlung beobachtet, welche noch buckelförmig über die Oberfläche vorsprang (Fig. R 3); möglicherweise stellt sie den Spermatiden dar. In den folgenden Figuren (S 2 u. 3)



Fig. S 1—3. *Aggregata.* Befruchtungsstadien. 1800 : 1.



Fig. S 4 u. 5. *Aggregata sp.?* Befruchtungsstadien. 1800 : 1.

sieht man zwei Kerne von verschiedener Struktur, welche dicht aneinander gepreßt sind und schwerlich als Teilungsbilder gedeutet werden könnten.

Ferner wurden bei einer kleineren Art mit 8 Sporozoiten Bilder beobachtet, welche als Befruchtung gedeutet werden können. Fig. S 4 u. 5 zeigen zwei solche Bilder. Der eine Kern der ersteren Figur liegt im Innern, ist schwächer gefärbt, sein Chromatin ist mehr oberflächlich, an einer Stelle etwas stärker angehäuft, wie wenn es aus dem Kern austreten würde. An der Oberfläche des Sporoblasten ist ein zweiter Kern vorhanden, der sich durch seine bedeutend längere Gestalt auszeichnet und als das männliche Element angesehen werden könnte. In der zweiten Figur sind zwei aneinander gepreßte Kerne vorhanden, von denen der eine bedeutend chromatinärmer ist, der zweite ist infolge der großen, in ihm enthaltenen Chromatinmenge bedeutend stärker gefärbt. Ein Sporoblast von einer anderen Art ist ferner in Fig. S 1 gezeichnet, wo außer dem äußerst blassen, rundlichen Kern noch ein Chromatinsaum an der Oberfläche des Sporoblasten ringsherum aufgelagert ist, der das Spermatid darstellen könnte. Schließlich will ich noch ein zu *Aggregata spinosa* zugehörendes Bild anführen (Fig. T 1), wo außer dem kleinen Kern ein Spermatid der Oberfläche des Sporoblasten aufgelagert ist, ob er jedoch mit der Befruchtung etwas zu tun hat oder vielmehr zufällig mechanisch mit ihm zusammengeraten ist, kann ich nicht entscheiden. Das sind die typischsten Bilder, die zugunsten meiner ersten Annahme sprechen, daß die Aggregaten Gregarinen darstellen. Von *Aggregata légeri* liegen mir keine ähnlichen Bilder vor. In den nächsten von mir beobachteten Stadien hat der Sporoblast bereits eine dünne Cystenhülle ausgeschieden, die sich von dem Protoplasma etwas abhebt; außerdem weist der Kern eine enorme Dimension auf, die reichlich das Doppelte des ursprünglichen Sporoblastenkerns ausmacht. *Aggr. spinosa* (Fig. 96), *Aggr. jacquemeti* (Fig. 101), *Aggr. mingazzini* (Fig. V 3—4) usw. Dabei besteht das Chromatin aus einzelnen Körnchen, die unregelmäßig im Kerngerüst verteilt sind. Diese Kerne könnten als durch Amphimixis entstanden betrachtet werden; doch kann eine Deutung, daß es sich um einen vor der Teilung auf das Doppelte herangewachsenen Kern handelt, nicht von der Hand gewiesen werden. Bei manchen Arten tritt in

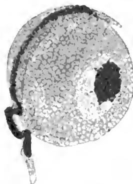


Fig. T 1. *Aggregata spinosa.* Ein Sporoblast mit aufsitzendem Spermatiden; vielleicht Befruchtung. 1800 : 1.

diesem Stadium eine große Menge von Chromatin aus dem Kern heraus.

Das Merkwürdige ist, daß bei mehreren in *Sepia* vorkommenden Arten sich in größerer Menge chromatinähnliche Körnchen befinden, welche bei der Loslösung der Sporoblasten gleichmäßig im Protoplasma verteilt sind; bald fangen sie jedoch miteinander zu verschmelzen an, wodurch 3—4 größere Körnchen entstehen, welche schließlich sich zur Bildung eines einzigen runden, oder bohnen- oder hantelförmigen Körpers vereinigen. Letzterer färbt sich mit EH intensiv, bei der nachherigen Differenzierung behält er so stark die Farbe, daß der Kern vollkommen entfärbt wird, wodurch man zur irrigen Ansicht kommen könnte, diesen Körper für den Kern zu halten. Mit gewöhnlichem Hämatoxylin, ferner mit anderen Farben tingiert sich dieser Körper sehr schwach, dann sieht er homogen aus; lebend betrachtet ist er stark lichtbrechend. Bei den verschiedenen Arten ist er differierend an Größe; seine Bedeutung ist mir nicht ganz klar. Später nimmt er an Größe merklich ab; bei vielen Arten kommt es zur Bildung eines solchen Körpers nicht. Er ist sicherlich ein Umwandlungsprodukt des Chromatins, möglicherweise des am Beginn der Kernteilung zur Ausscheidung gelangenden Trophochromatins.

13. Bildung der Sporocysten.

Zur nächstfolgenden Kernteilung ordnen sich die im großen Kern gleichmäßig verteilten Chromatinkörnchen zu deutlichen Reihen,

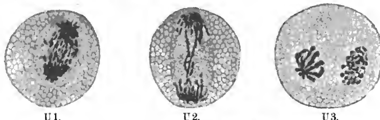


Fig. U 1—3. *Aggregata jacquemeti.*
Erste Kernteilung zur Bildung der Sporozoitenkerne. 1800 : 1.

indem sich gleichzeitig zur Bildung größerer Körnchen mehrere miteinander vereinigen. Gleichzeitig hiermit verlängert sich der Kern in einer Richtung. Es differenzieren sich nach und nach deutliche Chromosomen, welche in zwei Punkten zusammenzulaufen scheinen. (Fig. 101, U 1 u. 2), letztere rücken immer weiter voneinander, in-

dem sie die zu ihnen zusammenlaufenden Chromosomen nach sich ziehen. Dadurch werden zwei Gruppen von Chromosomen gebildet, welche die Anlagen der neuen Tochterkerne darstellen; bei manchen Arten (*Aggregata jacquemeti* Fig. U 1—3) liegen die sich teilenden Chromosomen in einem helleren Hof, der ziemlich scharf vom übrigen Protoplasma abgegrenzt ist, bei anderen (*Aggregata légeri* Fig. 93, 94) liegen sie direkt im Protoplasma. Die beiden Punkte entstehen sicherlich aus einem einzigen. Wahrscheinlich bilden sich zuerst die Chromosomen im Kerne aus, indem sie sich mit dem einen freien Ende gegen einen bestimmten Punkt orientieren, welcher als Centrosom bei der Teilung wirkt. Es findet, wie es scheint, eine Verdoppelung dieses Centrums unter gleichzeitiger Spaltung der Chromosomen statt. Indem die beiden Punkte auseinander rücken, führen sie die vollkommene Spaltung der Chromosomen herbei. Doch ist dieser Prozeß kaum auf mechanischem Wege zu erklären, da man oft die beiden Centren dicht nebeneinander sieht, während die Chromosomenspaltung bereits vollkommen durchgeführt ist. Die neuen Tochterchromosomen nehmen sehr rasch an Dicke zu, indem sie sich ihrer Länge nach spalten, wodurch die Vorbereitung zur nächsten Teilung getroffen wird.

Bei *Aggr. mingazzini* übernimmt die früher erwähnte chromatische Ansammlung am Kernrande die Rolle eines Centrosoms (Centriol), indem sie sich teilt; die so entstandenen Chromatinverdichtungen

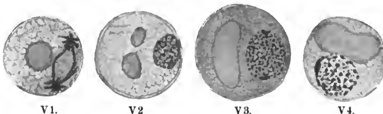


Fig. V 1—4. *Aggregata mingazzini.* Verschiedene Stadien der Kernteilung. V 1 u. 2 2250 : 1. V 3 u. 4 2500 : 1.

liegen auf entgegengesetzten Kernseiten und veranlassen die Verlängerung des Kerns (Fig. V 4 u. 3), gleichzeitig ordnen sich die den Kern zusammensetzenden Chromatinkörnchen in eine bestimmte Anzahl von Chromosomen, welche zu den beiden Teilungscentren zusammenlaufen. Das Merkwürdige ist, daß die Chromosomen in demselben Teilungskern an Länge sehr differieren (Fig. 93, 94, V 1 u. U 2); einzelne sind sehr kurz, wie ein ganz kurzes Stäbchen aussehend,

andere liegen daneben, die mehrfach länger sind, deswegen ist es sehr schwierig, ihre Zahl festzustellen; oft ist man im Zweifel, handelt es sich um ein einfaches Körnchen oder um ein Chromosom. Bei *Aggr. légeri* habe ich in den meisten Fällen deren 11, selten nur 10, bei *Aggr. mingazzini* fast immer deren 8 gezählt.

Bei *Aggr. spinosa* kommt es dagegen nicht zur Bildung von selbständigen Chromosomen. Vielmehr zieht sich der Kern in die Länge, indem die Chromatinkörnchen sich gleichzeitig stäbchenförmig verlängern; es kommt zur Bildung von undeutlichen chromatischen Zügen, die wahrscheinlich durch die parallele Anordnung der Lininfäden hervorgerufen werden. Der Kern nimmt eine halbmondförmige Gestalt an; es zeigt sich jedoch bald eine hantelförmige Durchschnürung in seiner Mitte, die schließlich die Trennung der beiden Tochterkerne herbeiführt (Fig. W 1 u. 2). Dabei wird die Kerngrenze nicht rückgebildet; während der ganzen Teilung bleibt sie bestehen. Hervorzuheben ist hier noch, daß sich das Chromatin während der Teilung etwas stärker zusammenzieht, wodurch um es herum eine hellere ganz chromatinfreie Partie entsteht.

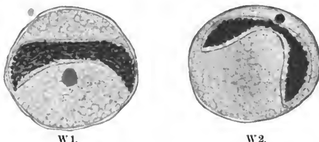


Fig. W. 1 u. 2. *Aggregata spinosa.*
Erste Teilungen der Sporoblastenkerne. 1800 : 1.

Vor Beginn der ersten Kernteilung oder gleichzeitig mit ihr bildet sich die Cystenhülle aus, welche bei den einzelnen Arten von verschiedenem Aussehen ist. Bei *Aggregata spinosa* ist sie mit einer großen Anzahl dornenförmiger Auswüchse versehen, welche von der inneren Wand der Cyste ihre Entstehung zu nehmen scheinen. Sie machen den Eindruck feiner Kanäle. Diese dornenähnlichen Röhrchen stehen senkrecht zur Cystenoberfläche, doch zeigen viele derselben einen schwachgebogenen Verlauf; manchmal sind sie an ihrer Spitze gegabelt. Ähnliche Dornen besitzt auch *Aggregata légeri*. Soweit ich ihre Bildung verfolgen konnte, verdanken sie ihre Ent-

stehung einer starken Faltung der Cystenhülle. Bei der Bildung der letzteren zieht sich das Protoplasma der Sporocyste stark zusammen, wodurch ein großer Raum um das Protoplasma entsteht, welcher letzteres von der Cyste trennt. Ich gewinne den Eindruck, wie wenn das Protoplasma eine größere Menge von Flüssigkeit ausscheiden würde, welche möglicherweise den Inhalt der bei der vegetativen Tätigkeit des Parasiten aus dem Kerne zur Ausscheidung kommenden Vacuolen bildet. In dieser Annahme bin ich durch die Beobachtung Brasil's (1905) bei *Monocystis* aus dem Hoden des Regenwurms bestärkt worden. Nach diesem Autor kommt nach der Bildung der Sporocystenhülle ebenfalls aus dem Kern eine große Vacuole zur Ausscheidung. Der Inhalt derselben wird bei oder nach der Bildung der Cyste sicherlich aus dem Protoplasma ausgeschieden, wodurch die Verkleinerung des Volums des letzteren hervorgerufen wird. Nachdem sich das Protoplasma kontrahiert hat, wird es wieder regelmäßig feinwabig.

Prowazek (1902) und Brasil (1905) haben bei *Monocystis* beobachtet, daß aus dem Syncaryon der Copula Chromatin ausgeschieden wird, welches in Beziehung mit der Cystenbildung tritt. Für *Aggregata* kann ich diese Beobachtung bestätigen, da auch hier Chromatin aus dem Kern zur Ausscheidung kommt (z. B. bei *Aggr. spinosa* Fig. 96), welches zur Bildung der Cystenhülle das Material liefert. Bald nachdem der freie Raum zwischen Cystenhülle und Protoplasma entstanden ist, erfährt erstere eine bedeutende Schrumpfung, als deren Folge die Bildung von vielen, nach verschiedenen Richtungen verlaufenden und nach außen vorspringenden schmalen Falten zu bezeichnen ist, welche sich später in isoliert vorragende Stacheln umwandeln. Zur Bildung von Stacheln an der Cystenoberfläche kommt es noch bei einigen Arten aus dem Darm von *Octopus* z. B. *Aggregata légeri*, etc.

Bei den Gregarinen und Coccidien sowie bei einer Anzahl anderer Formen ist die Cyste ein Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas. Bei den Myxosporidien, Actinomyxidien usw. werden hingegen mehrere Zellen dazu verwendet. Bei der Actinomyxidien haben Caullery et Mesnil (1905) gefunden, daß sich der Kern der Copula mehrere Male teilt, wodurch 16 neue Kerne resp. Zellen gebildet werden; von diesen werden zur Bildung der Cystenhülle 6 verwendet und die übrigen Zellen bilden die Keime (Geschlechtszellen). Dieselbe Erscheinung haben Léger und Hesse (1906), ferner Mercier (1906) und Schröder (1907) auch bei Myxosporidien festgestellt. Dort werden jedoch nur 6 neue Kerne resp.

Zellen gebildet, von denen zwei für die Bildung der Cyste und zwei für die Bildung der Polkapseln verwendet werden. Diese somatischen Zellkerne entstehen durch eine heteropole Kernteilung des Syncaryons und könnten als der somatische Teil von Organismen — also als zu den Metazoen gehörig — betrachtet werden, die durch den hochgradigen Parasitismus eine sehr weitgehende Rückbildung erfahren haben. Diese Cystenzellen werden früher sicherlich eine andere physiologische Bedeutung gehabt haben.

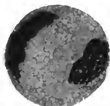
Bei vielen Arten bleibt die Ausbildung von Stacheln an der Cystenoberfläche aus, sie ist ganz glatt, gewöhnlich nur an einer Stelle springt über dieselbe eine saugnapfförmige Bildung vor, welche wie der Stöpsel einer Bombe aussieht (*Aggregata octopiana* Fig. 99). Bei allen im *Octopus* vorkommenden Arten, die ich lebend zu untersuchen Gelegenheit hatte und welche keine Stacheln besaßen, habe ich diese eigentümliche Bildung, die nebenbei bemerkt bereits von EBERTH gesehen und abgebildet wurde, beobachten können. Ich vermute daher, daß sie auch bei solchen Arten existiert, welche ich nur am fixierten Material untersuchen und wo ich die Bildung nicht beobachten konnte. Bei manchen Sporen sieht man deren zwei.

In Hinsicht auf die Bedeutung dieses saugnapfförmigen Gebildes könnte man daran denken, daß es den Verschluß einer Öffnung der Cyste darstellt, durch welche die Sporozoiten auskriechen, nachdem der Verschluß unter der Einwirkung der Magensäfte zum Abfallen gebracht wurde. Doch trifft diese Annahme, wie weiter unten gezeigt wird, nicht zu, da sich die Cyste durch einen Spalt öffnet.

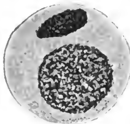
Bei den in der *Sepia* vorkommenden Arten habe ich diese Bildung nicht beobachtet, und allem Anschein nach kommt sie auch nicht vor.

Nach der ersten Teilung des Sporocystenkerns rücken die beiden Tochterkerne auseinander. Ihre Chromosomen zerfallen in feine Körnchen, welche sich gleichmäßig in ihrem Innern verteilen. Der Kern erfährt außerdem eine starke Volumszunahme, etwa auf das Doppelte. Bald darauf fangen die Chromatinkörnchen an, sich wieder zu Chromosomen zu ordnen, und die Kernteilung beginnt auf dieselbe Weise wieder von neuem. Dabei ist zu bemerken, daß die Teilung bei dem einen Kern früher anfängt als bei dem anderen. In den meisten Fällen wandelt sich die eine Hälfte Chromosomen schneller in den ruhenden Kern um als die andere (z. B. *Aggregata labbéi* Fig. X 1). Zur nächsten Teilung schickt sich der eine Kern auch früher an. Sein Chromatin vermehrt sich auf das Doppelte, indem

es gleichzeitig eine bedeutende Auflockerung erfährt. Dadurch erreicht er eine beträchtliche Größe; der andere Kern ist hingegen kleiner und bedeutend kompakter (z. B. *Aggrata siedleckii* Fig. X 2). In den späteren Teilungen teilen sich einzelne Kerne öfters als die übrigen, bei denen die Vermehrung oft unterbleibt. Dadurch kommt die abweichende Zahl von Sporozoitenkernen (3, 6, 12, 24) zustande, normalerweise hätte man 4, 8, 16 usw. erwarten sollen.



X 1.



X 2.

Fig. X 1. *Aggregata labbéi.* Fig. X 2. *Aggregata siedlecki.* Kernteilungen. 2000 : 1.

Bei der Endteilung werden eine für jede Art bestimmte Anzahl von Kernen gebildet, welche sich gleichmäßig auf die Oberfläche verteilen. Hier will ich die Verhältnisse von *Aggregata spinosa* voranstellen, wo ich die Sporulation ausführlicher zn verfolgen Gelegenheit hatte. Bei dieser Art werden 24 Kerne gebildet, welche die Oberfläche der Plasmakngel einnehmen; bald dehnt sich jedoch das Plasma etwas in die Länge, so daß die Kerne jetzt durch eine die Mitte der Sporocyste einnehmende Plasmapartie in zwei Gruppen getrennt werden; es tritt also eine Polarität in dem Inhalt der Sporocyste auf, ähnlich wie dies bei manchen Coccidien beobachtet wird. Nnn fängt jeder Kern an, sich über die Oberfläche höckerig nach nnd nach hervorznheben, natürlich von einer dünnen Plasmaschicht nmgeben. Diese zuerst kleinen Höckerchen, welche die jnngen Sporozoiten darstellen, verlängern sich bald ziemlich stark. Da aber in der Cyste für eine rosettenförmige Anordnung nicht Platz genug vorhanden ist, biegen sich die wie junge Merozoiten aussehenden Sporozoiten, welche sich auf der einen Seite befinden, um nnd vereinigen sich mit den Sporozoiten der anderen Seite zn einem Büschel. Der noch große Restkörper liegt excentrisch am Grunde dieses Büschels, dessen kernlose Ansätze ihn allseitig nmgeben. Das Gebilde macht den Eindruck einer Tonne, dessen Dauben

von den äußeren Sporozoiten gebildet werden (Fig. 97). In dem Maße, wie die Sporozoiten sich verlängern, verkleinert sich der Restkörper. Es bleibt ein Haufen von zuerst überall im Protoplasma verteilten glänzenden Körnchen übrig, die wohl als Reservestoffe aufzufassen sind. Im ausgebildeten Zustande ist das ganze Büschel torquiert (Fig. 97 u. 98). Im wesentlichen sind die Sporozoiten in zwei Schichten angeordnet. Die äußere derselben besteht aus etwa 14—15 Sporozoiten; der Rest bildet die zweite Reihe. Da die Spitzen der Kerne oft — bei *Aggr. jacquemeti* immer — dicht zusammenlaufen, sieht man die Kerne an gefärbten Präparaten an einem Ende der Sporocyste scheinbar eine dichte Chromatinmasse bilden (Fig. 98).

Es gelang mir, auch die Sporulation von *Aggregata* sp.? aus *Octopus* (Cette) im lebenden Zustande zu verfolgen. Beim Beginn der Kernteilung fangen die zuerst überall im Protoplasma zerstreuten glänzenden Körnchen an, sich in der Mitte der Sporocyste zu sammeln und so einen zuerst stark glänzenden und grobkörnigen Körper zu bilden, der sich mit Eisenhämatoxylin intensiv färbt (Fig. Y 1—3). Bei der Bildung der Sporozoiten kommt der Restkörper in die Mitte der Sporocyste zu liegen, wo er von den ersteren gürtelförmig umhüllt wird. Nur auf der einen Seite der Cyste, wo die breiten Enden der Sporozoiten hervorragen, ist in den meisten Fällen ein Teil desselben gut zu sehen (Fig. Y 3).

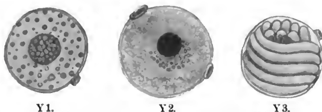


Fig. Y 1—3. *Aggregata sp.*? aus *Octopus* (Cette).
Bildung der Sporozoiten; lebend. 1800:1. 2000:1.

Über die Entstehung der Sporozoiten bei den Coccidien existieren die bekannten Untersuchungen Schaudinn's über *Eimeria schubergi*, die danach auf ganz abweichende Weise vor sich geht. Viel ähnlicher stehen die Verhältnisse bei den Gregarinen, worüber uns Beobachtungen von Prowazek (1902) und Brasil (1905) für *Monocystis* und von Léger für *Stylorhynchus* vorliegen. Nach Léger und Brasil wird die Kernteilung bei diesen Gregarinenrepräsentanten von einem Centriol geleitet. Nach Prowazek ordnen sich die acht Kerne der

Sporocyste in der Mitte gürtelförmig in einer Reihe an; die Sporozoiten selbst verlanfen in der Längsrichtnng der Cyste, wie die Sektoren einer Orange; er berichtet jedoch nicht über die Art und Weise, wie die Sporozoiten zustande kommen. Nnr nach der äußeren Ähnlichkeit in bezng anf die Anordnung derselben vergleicht er die Sporogonie der Gregarinen mit der Schizogonie der Coccidien.

Nach meiner Anschaunng über die Sporogonie bei *Aggregata* können wir die Sporocyste als einen herangewachsenen Schizonten ansehen, der die Sporozoiten ganz auf dieselbe Weise bildet, wie die Merozoiten bei vielen Coccidien zustande kommen. Die große Anzahl von Sporozoiten kommt noch dazu, nm die Ähnlichkeit zu verstärken, so daß ich vollkommen Prowazek in seinem Vergleich der Sporogonie der Gregarinen mit der Schizogonie der Coccidien zustimme.

Die Sporozoiten bei den Gregarinen werden in der Weise gebildet, daß das Protoplasma auf einmal in so viele Teile zerfällt, wie Kerne vorhanden sind, es wird sozusagen gespalten, infolgedessen werden sie in ihrer definitiven Größe angelegt. Bei einem Teil der Coccidien (*Eimeria schubergi* nach Schaudinn) werden sie ebenfalls gleich von Anfang in ihrer definitiven Größe angelegt, nnter Znrücklassung eines Restkörpers; dasselbe findet auch bei *Adelea ovata* nach Siedlecki (1899), und *Adelea mesnili* nach Pérez (1902) statt. Bei *Adelea zonula* (nach Moroff 1906) werden die Sporozoiten als etwa 5—6 μ lange Keime angelegt und wachsen erst nachher zu 18—20 μ langen wurmähnlichen Gebilden, indem sie gleichzeitig die Reservenahrung fast vollkommen verbrauchen.

Sowie die Sporozoiten gebildet worden sind, sind die Cysten infektionsfähig. Die Reifung spielt sich noch in der Darmwand und im Darmlumen ab.

Da bei diesen Parasiten ein Wirtswechsel existiert, müssen zn ihrer weiteren Entwicklung die Sporozoiten in den Darm einer Krabbe geraten.

14. Die natürliche Infektion.

Siedlecki (1898) hat bei *Sepia* eine Autoinfektion angenommen. Nach ihm geraten die in der Darmwand gereiften Cysten in den Darmtraktus, wo sie unter der Einwirknng des Darmsaftes zum Platzen gebracht werden. Die Sporozoiten kriechen heraus, bohren sich in die Darmwand ein nnd wachsen zu den Geschlechtstieren heran. Nach den Untersuchungen von Léger und Duboscq (1906a, b)

sowie nach meinen eigenen Infektionsversuchen trifft diese Annahme Siedlecki's sicher nicht zu; sie beruht auf unzureichenden Beobachtungen.

Die Sporozoiten sind in der Darmwand der Cephalopoden nicht entwicklungsfähig, sie müssen vielmehr den Darm einer Krabbe passieren, wo sie ihre Schizogonie durchmachen. Erst die fertigen Merozoiten können eine *Sepia* oder einen *Octopus* infizieren. Gewöhnlich verbleiben sie in der Darmwand der betreffenden Krabbe, bis letztere von einem der erwähnten Cephalopoden gefressen wird, in deren Darm sie sich weiter entwickeln.

Die natürliche Infektion der Krabben geht in der Weise vor sich, daß sie die Fäces der betreffenden Cephalopoden auffressen, in welchen für gewöhnlich die reifen Cysten in genügender Menge vorhanden sind. Die künstliche Infektion gelingt sehr leicht. Man braucht nur die Krabben mit dem infizierten Darm einer *Sepia* oder eines *Octopus* zu füttern. Unter der Einwirkung der Darmsäfte entsteht in der Cyste ein langer Spalt, wobei sich die auf diese Weise entstandenen Ränder nach innen einrollen. Alsbald kriechen die Sporozoiten heraus.

Bei *Aggregata spinosa* fallen zuerst die Stacheln ab; bei einer anderen *Aggregata* (mit 8 Sporozoiten) fällt die saugnapfförmige Klappe ab. In beiden Fällen entstehen kleine Löcher in der Cystenwand, wodurch allem Anschein nach Darmsaft in letztere eindringt und in irgend einer Weise die Sporozoiten beeinflußt, oder den Restkörper zum Quellen bringt. Dadurch wird die Cyste zum Platzen gebracht.

Nach ihren Versuchen sind Léger und Duboscq geneigt anzunehmen, daß die Sporen einer *Aggregata* (*Aggr. eberthi*) im Darm jeder Krabbe entwicklungsfähig sind, wobei ein großer Teil der in die Darmwand eingedrungenen Sporozoiten einer Phagocytose unterliegen. Nach meinen Versuchen bin ich zu einer etwas abweichenden Ansicht gekommen. In Cavalière (Depart. Var) habe ich Fütterungsversuche mit dem Darm von *Octopus* an *Portunus corrugatus* unternommen. Im Darm waren *Aggr. octopiana*, *Aggr. spinosa* und *Aggregata sp.* (mit 8 Sporozoiten) vorhanden, letztere Art nur vereinzelt. Es hat sich keine einzige Cyste von *Aggregata octopiana* geöffnet; von den übrigen zwei Arten haben sich hingegen alle Cysten geöffnet. Infolgedessen bestanden die Fäces der Krabben nur aus Cysten der ersten Art und sahen deshalb ganz weiß aus. Es ist leicht möglich, daß sich die Cysten einer und derselben Art im Darm verschiedener Krabben öffnen. Ob aber die Sporozoiten

sich überall entwickeln können, ist eine andere Sache; der Beweis muß erbracht werden. Ich möchte die Beobachtung von Léger et Duboscq, daß viele der Sporozoiten in der Darmwand der Krabbe durch Phagocytose vernichtet werden, in einer anderen Weise deuten. Gewöhnlich kommen mehrere Arten gleichzeitig in einem Darm der *Sepia* oder *Octopus* nebeneinander vor. Zwar öffnen sich die Sporen vieler Arten im Darm der Krabbe, die Sporozoiten kriechen aus denselben aus und bohren sich in die Wirtszellen ein, wo sie sich zu entwickeln versuchen. Es gelingt jedoch nur Sporozoiten der richtigen, in der betreffenden Krabbe für gewöhnlich schmarotzenden Art, sich zu entwickeln, die Sporozoiten aller anderen Arten gehen hingegen zugrunde. Es ist andererseits auch möglich, daß auch nicht vollkommen reife Cysten der richtigen Art zum Platzen gebracht werden; ihre Sporozoiten dringen zwar in die Darmwand der Krabbe ein, da sie aber nicht vollkommen reif sind, unterbleibt ihre weitere Entwicklung und sie sterben ab.

Da Léger und Duboscq die Entwicklung der *Aggregata* in den Krabben übernommen haben, will ich hier nur mit einigen Worten der Sporozoiten von *Aggregata spinosa* Erwähnung tun. Dieselben besitzen eine Länge von 26—30 μ und sind nur 45 μ breit; das hintere Ende ist stumpf zugespitzt, das vordere ist meist breit abgerundet oder schwach zugespitzt. Das Protoplasma ist sehr fein alveolär und hyalin aussehend. Hier und da sind kleine, das Licht stärker brechende Körnchen zu sehen, welche wohl als Reservenahrung aufzufassen sind (Fig. 103 a, b, b). Die Sporozoiten führen gleitende Bewegungen aus, ohne dabei ihre Form zu verändern. Außerdem bewegen sie sich bohrend nach vorne und können dabei auch ihre Gestalt verändern, indem sie ihr Vorderende mehr oder minder stark ausziehen.

Am fixierten Material ist die feinwabige Struktur ebenfalls gut zu sehen; der verhältnismäßig sehr lange Kern liegt dicht an dem einen Ende; er besteht aus vielen kleinen Körnchen, welche durch ein sich ziemlich deutlich färbendes Netzwerk miteinander verbunden sind (Fig. 103 d). Bald nachdem die Sporozoiten in den Darm der betreffenden Krabbe geraten sind, rückt der Kern in die Mitte (Fig. 103 e), wo er die weiteren Umwandlungen erfährt. Die Sporozoiten sind gewöhnlich doppelt so lang als die Merozoiten.

15. Pathologische Erscheinungen an der Wirtszelle.

Die verschiedenen Arten von *Aggregata* leben während ihrer geschlechtlichen Vermehrung im Darm von *Sepia* und *Octopus*. In-

fizierte Krabben werden von diesen beiden Arten gefressen, und die Merozoiten der verschiedenen Aggregataarten werden frei. Sie dringen in die Darmwand ein, wo sie in irgend einer Zelle ihren Sitz nehmen. Die einzelnen Arten verhalten sich verschieden. Bei *Sepia* parasitieren alle mir bekannten Arten in den Zellen des Bindegewebes, im Darmepithel selbst habe ich äußerst selten Parasiten gesehen. Der größte Teil der in *Octopus* vorkommenden Arten bohrt sich ebenfalls in die Zellen der Submucosa (des Bindegewebes) ein. Die Merozoiten von *Aggregata légeri* dringen hingegen in die Darmepithelzellen, wo sie die ersten Wachstumsstadien durchmachen; erst wenn der Parasit eine beträchtliche Größe erreicht hat, fällt er aus der Epithelzelle heraus und kommt zwischen die Bindegewebszellen zu liegen. Dort setzt sich sein Wachstum weiter fort, wobei die männlichen Parasiten unmittelbar unter dem Epithelium im Bindegewebe während des ganzen Wachstums verbleiben, die weiblichen Parasiten geraten hingegen sukzessiv bei ihrem Wachstum immer tiefer in das Bindegewebe. Infolgedessen führt diese Art nur in ihrer Jugend einen intracellulären Parasitismus.

Der Aufenthalt des jungen Merozoiten ist in der Wirtszelle die unmittelbare Nähe des Kerns, wo er seine Wachstumsprozesse beginnt. Im Kern selbst wurden niemals Parasiten beobachtet. Mitunter bildet sich um ihn in der Zelle ein mehr oder minder breiter Raum, welcher sicherlich von Flüssigkeit erfüllt ist (Fig. 64). Unmittelbar nach dem Eindringen des Parasiten fängt der Kern der Wirtszelle stark zu hypertrophieren an, er nimmt rasch an Größe zu und wird chromatinreich. Auch das Plasma der Zelle fängt stark zu wachsen an. Da der Parasit keine Bewegungen auszuführen scheint, wird der Anreiz zum Wachstum der Wirtszelle vielleicht durch gewisse, für diesen Zweck vom Parasiten ausgeschiedene Sekrete ausgelöst, wie dies auch bei manchen anderen Parasiten angenommen wird. Das Wachstum der Wirtszelle hält gleichen Schritt mit demjenigen des Parasiten, wobei erstere beträchtliche Veränderungen in ihrem histologischen Bau erfährt. SIEDLECKI hat konstatiert, daß die von einem *Monocystis ascidiae* befallene Epithelzelle ihre Färbbarkeit stark einbüßt, daher unterscheidet sie sich schon mit schwacher Vergrößerung durch ihre helle Farbe von ihrer Umgebung; bei *Aggregata* gewinnt sie eher an Färbbarkeit. Ferner verliert die Zelle langsam ihre granulierte Struktur, indem sie immer mehr ein faseriges Aussehen bekommt (Fig. Z). Dabei beginnt dieser Prozeß in unmittelbarer Nähe des Parasiten und schreitet zur Peripherie der Wirtszelle vor. Für sein Wachstum verbraucht der

erstere immer mehr den Inhalt der letzteren, so daß die Wirtszelle zuletzt wie eine dünne Haut (Überzug) den ganzen Parasiten (anfangs den Merozoiten, später die Sporen) umhüllt (Fig. 72). Sie tänscht dann eine Cystenhülle (Oocystenhülle im Sinne der Coccidien) vor. Dieser Überrest der Wirtszelle wurde von Siedlecki in der Tat

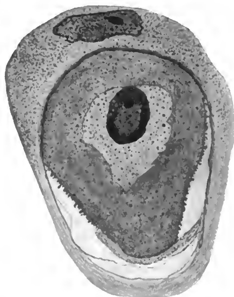


Fig. Z. *Aggregata spinosa*. Parasit und Wirtszelle. 300 : 1.

als Ausscheidungsprodukt — als Cystenmembran — des Parasiten selbst angesehen. Doch mnß ich auf Grund ausgedehnter Beobachtungen diese Annahme als unzutreffend bezeichnen. Man kann alle Übergangsstadien feststellen; ferner sind von einer solchen Hülle nicht allein die weiblichen, sondern auch die männlichen Parasiten umgeben, was man regelmäßig an solchen Parasiten beobachten kann, bei welchen die Spermatiden vollkommen ausgebildet, jedoch noch nicht vom Restkörper losgelöst sind. Sie sind dann immer von einer zarten Membran nmgeben. Bei *Aggregata légeri* hingegen, wo die Parasiten frühzeitig aus der Wirtszelle herausfallen und zwischen den Zellen des Bindegewebes ihre weitere Entwicklung durchmachen, ist eine solche Umhüllnng weder bei weiblichen, noch bei männlichen Individuen zn konstatieren.

Oft wird die Wirtszelle nicht so stark verbraucht, dann umhüllt sie den Parasiten als eine breite Schicht und erscheint insbesondere, wenn sie ihm dicht anliegt, als seine Fortsetzung.

Da die aus den Krabben herstammenden Merozoiten direkt zu den geschlechtsreifen Tieren heranwachsen, ist eine Autoinfektion, wie sie bei den Coccidien und den Schizogregarinen vorhanden ist, nicht vorhanden. Die Intensität des Auftretens bei Cephalopoden hängt von dem Infektionsgrad der konsumierten Krabben ab. Immerhin kann er für einzelne Arten sehr bedeutend sein. Bei *Aggregata légeri, jacquemeti* usw. können Fälle vorkommen, wo die Parasiten dicht nebeneinander in so großer Menge vorkommen, daß das Wirtsgewebe ganz in den Hintergrund gedrängt wird. Doch dehnt sich eine solche Infektion nur auf kurze Strecken aus und bildet einzelne infizierte Herde, außerhalb welcher oft keine oder äußerst wenige Parasiten mehr vorhanden sind.

Oft ist die innere Hälfte des Spiraldarms so stark infiziert, daß die Parasiten in ganzen Haufen das Gewebe und Epithelium ausfüllen. An frisch präpariertem Darm erkennt man dies an der milchigweißen Farbe. Es ist jedoch selten, daß alle diese Parasiten zu einer einzigen Art gehören, und noch viel seltener ist es, daß sie sich in demselben Stadium befinden. Es kommen meist verschiedene Arten durcheinandergemengt vor. Es ist sehr interessant, zu verfolgen, wie eine bestimmte Art auf einer Reihe von Schnitten in großer Menge vorkommt. Bei weiteren Schnitten der Serie treten die Stadien anderer Arten immer mehr auf, bis die Parasiten der ersten Art vollkommen verschwinden oder stark in den Hintergrund gedrängt werden. Man muß daher von verschiedenen Stellen Material fixieren, wenn man sich ein richtiges Bild über die Natur der Infektion machen will.

Wie wird nun diese eigentümliche Infektionsweise hervorgerufen? Ich erkläre mir diese Erscheinung folgendermaßen. Die Merozoiten sind in der Darmwand der Krabbe um ihren Restkörper in sehr großer Menge radienförmig angeordnet; sie bilden eine Art „Cysten“. Nach meiner Schätzung sind mehrere Tausend in einer Cyste enthalten. Nachdem die betreffende Krabbe von dem neuen Wirtstier gefressen worden ist, werden die Merozoiten frei und bohren sich gleich in die Darmwand des betreffenden Cephalopoden ein, ohne sich erst im ganzen Darm auszubreiten. Deswegen sind die Parasiten nicht allein einer einzigen Art, sondern eines und desselben Stadiums auf einem engen Raum begrenzt. Daß Parasiten verschiedener Arten oder verschiedener Stadien einer und derselben

Art sehr oft durcheinander vermengt vorkommen, hängt von einer mehrfachen Infektion ab.

Es sind ferner auch die Fälle nicht schwer zu erklären, in welchen der Darm von einer und derselben Art oft auf weite Strecken förmlich überschwemmt ist. Solche Fälle sind mir öfters an aus Cavalière (Depart. Var.) herstammendem Material begegnet. Hier sind z. B. alle Krabben (*Portunus corrugatus*) mehr oder minder stark infiziert. Ich habe oft einen Darm von dieser Krabbe zu Gesicht bekommen, wo eine Cyste neben der anderen saß; oft habe ich weit über hnndert reife Cysten in einem einzigen Darm gezählt. Daß eine so stark infizierte Krabbe bei ihrem Konsnmenten eine sehr starke Infektion hervorrufen wird, liegt auf der Hand. Wenn wir noch hinznfügen, daß ein mittelgroßer *Octopus* über zwei Dntzend Krabben in 24 Stnnden auffressen kann, so kann man sich vorstellen, wie stark die Infektion sein kann.

Doch liegen diese für parasitologische Studien äußerst günstigen Verhältnisse nicht überall gleich. In Cette sind die *Octopus* sowohl an Arten als anch an Individnenzahl äußerst arm nnd für Stndienzwecke kaum brauchbar. Nach dem Material, das mir Herr Prof. O. Duboscq aus Roscow geschickt hat, zu nrteilen, liegen anch dort die Verhältnisse nicht viel günstiger.

Die Infektion der *Sepia* in den verschiedenen Lokalitäten scheint gleichmäßiger zu sein, ich habe sie nirgends so weiten Schwankungen unterworfen gesehen, wie dies bei ihren Verwandten der Fall ist. Der Zwischenwirt für *Aggregata eberthi, Portunus depurator*, ist ebenfalls in der Umgebung von Cette sehr schwach infiziert; die meisten Tiere sind parasitenfrei; die infizierten enthalten 1—2 bis höchstens 5 Cysten in ihrem Darm. Dasselbe Verhältnis gilt auch für Triest.

An dieser Stelle will ich eine andere Frage aufwerfen. Kann eine bestimmte Art sowohl in *Octopus* als auch in *Sepia* gedeihen? Am sichersten wäre diese Frage durch künstliche Infektionen zu beantworten. Doch glaube ich, durch sich auf reichliche Beobachtnngen stützende Tatsachen dieser Frage eine den wirklichen Verhältnissen entsprechende Antwort geben zu können. Vor allem ist hervorzuheben, daß die Sporen von allen mir bis jetzt aus *Octopus* bekannten Arten von 8—24 Sporozoiten enthalten. Hingegen bestehen die Sporen aller in der *Sepia* lebenden Arten aus 3—4 Sporozoiten. Die verschiedenen Arten sind sicher auf ganz bestimmte Lebensbedingungen angewiesen, in welche sie zu ihrer Entwicklung unbedingt geraten müssen. Das ersieht man am besten aus den verschiedenen Arten, die gleichzeitig in einem nnd demselben Wirtstier

vorkommen. Jede einzelne Art hat ihr Ausbreitungsgebiet. *Aggregata octopiana* kommt nur in dem Enddarm von in Cavalière lebenden *Octopus* vor. Im Spiraldarm wurde sie niemals beobachtet. *Aggregata spinosa, jacquemeti, légeri* usw. leben hingegen nur in dem Spiraldarm. Im eigentlichen Magen wurde niemals *Aggregata* beobachtet. Der Ösophagus ist ebenfalls fast immer parasitenfrei. Nur ein einziges Mal habe ich in einem *Octopus* von Cette im Ösophagus eine Art in größerer Menge gefunden, die ich leider nicht näher studiert habe. Es wurde von mancher Seite angegeben, daß diese Parasiten überall im *Octopus* — in Leber, Haut, Knorpel, Kopf — vorkommen. Eine so weite Ausbreitung habe ich niemals konstatieren können. In vereinzelten Fällen kommen jedoch einzelne Cysten ganz in der Nähe des Darmes vor. Sollte sich die Angabe der früheren Autoren bestätigen, daß diese Parasiten außerhalb des Darms auch in anderen Organen vorkommen, so wird es sich ganz sicher um andere nicht mehr im Darm schmarotzende Arten handeln. Dieselbe Einteilung der Einflußsphären existiert auch im Darm von *Sepia*, wo die im Spiraldarm vorkommenden Arten andere sind als diejenigen, welche im Enddarm leben.

Weitaus die günstigsten Verhältnisse für Studienzwecke bietet der Spiraldarm, wo die Parasiten in einer sehr großen Anzahl, ja sehr oft in enormer Menge vorkommen. Im Spiraldarm selbst sind sie nicht überall vorhanden. Seine äußere Hälfte, d. h. das Blindende ist meistens vollkommen parasitenfrei, nur bei einer übermäßigen Infektion kann er Exemplare in begrenzter Menge aufweisen.

Aus diesen Gründen glaube ich behaupten zu müssen, daß eine und dieselbe Art nicht in den beiden Repräsentanten der Cephalopodengruppe zu leben fähig ist. Im Gegensatz zu manchen früheren Angaben habe ich in anderen Mitgliedern der Cephalopodengruppe keine Parasiten von der Aggregatagruppe finden können. Untersucht wurden *Loligo*, *Eledone* und *Octocotyle*. In dieser letzteren Art glaubte ich, als ich den Darm öffnete, Parasiten gefunden zu haben, da man eine sehr große Anzahl von weißen Pünktchen überall in der Darmwand zerstreut sah. Doch ergab die mikroskopische Untersuchung, daß diese weißen Pünktchen durch eine Trematodenart hervorgerufen werden.

Wie bereits erwähnt, kann die Infektion sowohl bei *Sepia*, insbesondere aber bei *Octopus* sehr intensiv sein. Es ist die Frage, ob sie auf den Wirt einen sehr schädigenden Einfluß ausüben. Sie kann entschieden nicht gleichgültig für den Wirt sein, da stellen-

weise seine Darmwand vollkommen zerstört ist, doch habe ich keine weiteren Veränderungen am Wirte selbst konstatieren können.

Die reifen Cysten geraten in das Darmlumen, von wo sie nach außen entleert werden. Ein großer Teil von ihnen kann in der Darmwand dnrch Phagocytose vernichtet werden.

Viel schlimmere Folgen zieht die Infektion bei den Krabben nach sich, wo nach Smith (1906) bei der durch *Aggregata inachi* infizierten *Inachus dorsetensis* eine komplette Atrophie der Geschlechtsorgane hervorgernfen wird. Nach diesem Forscher verändern sich nicht allein die primären, sondern auch die seknndären Geschlechtscharaktere. Die männliche Form nimmt weibliche Eigenschaften an. Bei dieser Krabbe sollen die Parasiten außer in der Darmwand anch in den Geschlechtsorganen selbst vorkommen. Doch soll die Atrophie auch in solchen Fällen stattfinden, wo die Geschlechtsorgane selbst von keinem Parasiten befallen sind. Die Intensität der Infektion ist nicht allein bei den einzelnen Krabbenarten, sondern auch bei deu einzelnen Individuen einer nnd derselben Art verschieden. Diesbezüglich machte ich bei *Portunus corrugatus* eine eigentümliche Wahrnehmung. Es fiel mir nämlich auf, daß gewöhnlich die kleineren (jüngeren) Tiere, welche sich bei der Fütterung zuerst zur Nahrung hinzudrängen, bei der Sektion einen sehr stark infizierten Darm aufwiesen, oft war eine Cyste neben der anderen; hingegen enthält der Darm der viel größeren Krabben nur vereinzelte Cysten, ja manchmal gar keine. Es scheint, daß in der Bncht von Cavalière bei *Portunus corrugatus* mit der Znnahme des Alters die Infektion an Intensität abnimmt.

Wir wissen, daß der in Merozoiten zerfallene Schizont zu seiner weiteren Entwickluug in den Darm des betreffenden Cephalopoden geraten muß. Dies kann nur in der Weise geschehen, daß die Krabbe von ihm gefressen wird. Andernfalls müssen sie ständig in der Darmwand dieser Crustaceen verbleiben. Da die jüngeren Kruster stärker infiziert sind als die älteren, mnß man auch eine Ansheilung annehmen. Es ist wohl möglich, daß die Merozoiten, wenn sie innerhalb einer bestimmten Zeit den Wirt nicht wechseln können, von selbst absterben, oder daß sie sich nicht für immer gegen die Attacken der Phagocyten wehren können, zum Absterben gebracht und von letzteren aufgefressen werden. Da alle Krabben nnter gleichen Bedingungen leben, haben die älteren Individuen ebensooft die Gelegenheit, sich von neuem zu infizieren, wie die jüngeren; daß aber die Krankheit mit dem Alter eher abnimmt, deutet, wie ich glaube, daranf hin, daß die Tiere sich bis zu gewissem Grade eine Immnnität

erwerben, wodurch die späteren Infektionen erdrückt werden. Andererseits wäre es aber auch denkbar, daß die stark infizierten Tiere alle zugrunde gehen, oder leichter von ihren Feinden gefressen werden und nur die schwach infizierten Individuen übrig bleiben. Doch scheinen mir letztere Vermutungen allein nicht ausreichend zu sein, um dieser Erscheinung eine befriedigende Erklärung zu geben.

Da auch in den Cephalopoden selbst ein Kampf zwischen Wirt und Parasiten stattfindet, da ferner die reifen Cysten überall im Wasser ausgestreut werden und es mehr oder minder dem Zufall überlassen wird, daß sie wieder in günstige Lebensbedingungen geraten, um sich weiter entwickeln zu können, kann man sich wohl eine Vorstellung von der Lebenskraft dieser Parasiten machen. Sie müssen nämlich einen Kampf gegen zwei Fronten führen: erstens die defensive Tätigkeit ihrer Wirte überwinden und sich zweitens in so großer Menge vermehren, um die Verluste, welche mit dem Wirtswechsel und mit der dem Zufall überlassenen Übertragung von Cephalopoden auf Krabben verbunden sind, wieder wett machen, um das Fortbestehen der Art sichern zu können.

Jetzt will ich auf eine andere Erscheinung übergehen, wobei ich mich nur auf die Verhältnisse beschränken will, wie sie uns beim *Octopus* in der Bucht von Cavalière gegeben sind. Es stand mir zu meinen Untersuchungen Material zur Verfügung, welches zu vier verschiedenen Jahreszeiten gesammelt wurde. Das eine Material war fünf Jahre alt und wurde im Sommer gesammelt; das zweite im Februar 1906, das dritte im April und das vierte Anfang Oktober desselben Jahres. Das auffallende ist, daß nie eine und dieselbe Art in zwei verschiedenen Proben vorkommt, obwohl in einem Material mehrere Arten gleichzeitig untereinander gemischt vorkommen. Im April 1906, als ich die Verhältnisse selbst an Ort und Stelle zu studieren Gelegenheit hatte, war in der großen Anzahl Arten, die ich im frischen Zustande und später auf Schnitten in den vielen Anzahl *Octopus* beobachtete, *Aggregata spinosa* weitaus in überwiegender Menge vorhanden, dabei trat die Infektion niemals in einer übermäßigen Intensität auf. Hingegen war in dem Material, das mir Herr Prof. LÉGER im Oktober desselben Jahres — also sechs Monate später — gesammelt hatte, eine ganze Anzahl neuer Arten zu konstatieren, von den im Monat April von mir beobachteten Arten ist mir aber keine einzige begegnet und doch stammt das Material aus 10–11 verschiedenen *Octopus*, so daß diese Erscheinung kaum dem Zufall zugeschrieben werden kann. Es muß die Infektion jetzt sehr heftig gewesen sein. Diese Tat-

sachen drängen zu der Annahme hin, daß das Vorkommen der verschiedenen Arten in den Cephalopoden saisonmäßig ist, was sicherlich mit der Lebensweise der Wirte in Zusammenhang steht. Ob sich dieser Vorgang regelmäßig jedes Jahr wiederholt, muß durch zweckmäßige Beobachtungen festgestellt werden. Nach meinen Ausrechnungen braucht der Parasit beiläufig 6—8 Wochen bis er seine völlige Entwicklung im Cephalopoden durchmacht; dieselbe Zeit dürfte er für seine Entwicklung auch in der Krabbe in Anspruch nehmen. Da die Infektion der Cephalopoden durch die Krabben vor sich geht, welche ihnen zur Beute fallen, muß man annehmen, daß ihnen zu verschiedenen Zeiten auch verschiedene Krabbenspezies auf dem Kosttisch zur Verfügung stehen. *Octopus* und *Sepia* leben gewöhnlich in eng begrenztem Gebiete; nur im Frühjahr (März-April). pflegen sie, soweit es mir bekannt ist, Hochzeitsreisen in weitere Entfernungen vorzunehmen. Als ich in Cavalière war, waren nach den Aussagen der Fischer weit weniger *Octopus* in der Bucht zu bekommen, als sonst während des Jahres der Fall ist; sie erklären dies mit dem Laichgeschäft, für welches sie aus der Bucht für gewisse Zeit fortziehen. In solchen Fällen ist es leicht begreiflich, daß die zur Nahrung dienenden Krabbenarten wechseln müssen. Doch führen sie in der übrigen Jahreszeit mehr oder minder ein seßhaftes Leben; trotzdem ist die verschiedenerlei Infektion ebenfalls sehr stark, was wieder in Zusammenhang mit der Nahrung gebracht werden muß. Dadurch kann man meiner Meinung nach dieses biologisch äußerst interessante Verhältnis erklären.

Ich glaube, daß man durch sorgfältige und planmäßige Beobachtungen in einem bestimmten Gebiet einerseits über die Parasiten der Cephalopoden, andererseits über die in der Gegend vorkommenden Krabben recht weit in die Erkenntnis der biologischen Verhältnisse eindringen kann, welche zwischen diesen Tieren existieren; ferner kann man auch wertvolle Winke bekommen, welche die Zwischenwirte für jede *Aggregata*-Art sind.

16. Die systematische Stellung der *Aggregata*.

Über die systematische Stellung der *Aggregata* kann ich mich nicht mit vollkommener Sicherheit aussprechen, da ich von der Befruchtung keine einwandfreien Resultate bekommen konnte. Immerhin haben wir es hier mit einer Gruppe zu tun, welche eine Reihe von spezifischen Eigentümlichkeiten aufweist, die ihr eine besondere Stellung in der Systematik einräumen. Vor allem besteht das Eigen-

tümliche dieser Gruppe in dem Wirtswechsel, wodurch sie an die im Blute schmarotzenden Flagellaten erinnern, ohne dabei mit ihnen eine nähere Verwandtschaft aufzuweisen. Als eine zweite Eigentümlichkeit dieser Gruppe ist die Struktur der Microgameten zu erwähnen. Wir kennen keinen einzigen Fall von freilebenden oder parasitären Protisten, bei welchen der Kern eine solche Form annimmt; die beiden Geißeln am Vorderende sind ebenfalls für diese Tiere typisch. Nicht minder charakteristisch ist die große Variation der Anzahl der Sporozoiten in der Cyste. Bei allen bekannten Gregarinen hat sich die Anzahl der Sporozoiten in der Cyste auf acht fixiert. Bei den Coccidien treten in dieser Hinsicht starke Variationen auf, welche zur Unterscheidung der einzelnen Gattungen verwertet werden.

Von der Art der Befruchtung hängt es nun ab, zu welcher von den beiden Gruppen — Coccidien und Gregarinen — die *Aggregata* größeren Anschluß finden werden. Sollte sie sich nach der Coccidienart abspielen, so wäre noch ein schwerwiegender Unterschied von den Coccidien vorhanden, der darin besteht, daß die Bildung der Oocystenhülle ausbleibt, wodurch die Copula an einen Malaria-Ookineten erinnert. Sollte hingegen jede Sporocyste ein Verschmelzungsprodukt zweier Zellen sein, so finden die starken Faltungen des Parasiten, sowie die Kernteilungen ihre Analogon in dem Perlenstadium der Gregarinen. Immerhin stellt *Aggregata* eine selbständige Gruppe dar, welche neben die Coccidien und Gregarinen zu stellen ist.

Dank der ausgezeichneten Bearbeitung, welche die Coccidien in den letzten Jahren des vorigen Jahrhunderts gefunden, haben sie als Ausgangspunkt für die Malariaforschung gedient. Die zwischen Coccidien und Malaria existierende Ähnlichkeit in Hinsicht auf ihre Entwicklung ist so groß, daß man diese zwei Gruppen als eng verwandt anzusehen geneigt war. Die wenigen Unterschiede, die zwischen diesen zwei Gruppen existieren, war man geneigt, als Folge der verschiedenen Lebensbedingungen anzusehen. Gerade in den letzten 3—4 Jahren haben sich aber unsere Kenntnisse über die im Blute schmarotzenden Flagellaten (*Trypanosoma*-Spirochäten usw.) sehr vergrößert. Die Folge davon war, daß die Malariaforschung einen engen Anschluß an die Trypanosomenforschung gefunden hat, so daß jetzt die im Blute schmarotzenden Flagellaten — Trypanosomen und Malariaparasiten — als Anfang und Ende einer durch viele Übergänge verbundene Reihe angesehen werden. Andererseits eröffnet der geißellose, gregarinenähnliche Zustand der Trypanosomen

im Darm der Mücke die Anssicht, die Gregarinen und die Coccidien ebenfalls von den Flagellaten abzuleiten, so daß die Telosporidien als die Endglieder dieser Flagellatenreihe angesehen werden könnten, welche sich dem Zellparasitismus und überhaupt dem Parasitismus am meisten angepaßt haben.

Die Untersuchungen der letzten 3—4 Jahre über die Lebensgeschichte der Rhizopoden mahnen aber zu größerer Vorsicht. Bei allen näher untersnchten Formen stellte sich ein Dimorphismus heraus, bei welchem die Amöbenform mit einem Flagellatenznstand abwechselt. Die Vermehrungsart dieser und der ihnen verwandten Tiere zeigt eine sehr große Ähnlichkeit mit der Vermehrung der Gregarinen nnd Coccidien, so daß sich in dieser Hinsicht eine sehr weitgehende Parallele ziehen läßt. Andererseits zeigen manche der beschalten Süßwasserrhizopoden eine ausgesprochene Tendenz zum Parasitismus, indem ihre Sporen zu ihrer weiteren Entwicklung unbedingt den Darm eines Tieres passieren müssen (*Chlamydophrys*, anch *Allogromia* usw.). Es könnten daher die Telosporidien auf Rhizopoden zurückgeführt werden, so daß die Übereinstimmung in der Entwicklnng der Telosporidien einerseits und der Hämosporidien andererseits auch eine Folge konvergenter Züchtung sein könnte, was mir auch das Wahrscheinliche zu sein scheint.

Es wäre weiter interessant, festzustellen, wie sich der Wirtswechsel von *Aggregata* zwischen den Cephalopoden und den Krabben heransgebildet hat nnd welcher Wirt der primäre ist. Nach Analogie mit den übrigen Parasiten dürfte man die Cephalopoden, da sich die geschlechtliche Vermehrung darin abspielt, als den Hanptwirt und die Krabben als Zwischenwirt ansehen. Möglicherweise war der Parasitismus zuerst auf den Cephalopoden beschränkt und die Krabben dienten nur als mechanische Überträger der Sporen, welch letztere sich zuerst nur in den Cephalopoden entwickeln konnten; erst später haben sie die Fähigkeit gewonnen, sich auch in dem Darm der Krabben zu öffnen und einen Teil ihrer Entwicklung dort durchzumachen. Doch ist der umgekehrte Weg auch nicht ganz ausgeschlossen.

17. Systematik der *Aggregata*.

Da ich in einer zweiten Arbeit ausführlich die Systematik der *Aggregata* behandeln werde, will ich an dieser Stelle nur kurz auf diese Frage eingehen und eine Klassifikation aufstellen, die ich jedoch als provisorisch betrachte. Zu einer gründlichen Durch-

arbeitung der Systematik dieser Gruppe sind viel umfangreichere Studien notwendig, die auf reichlicherem Material basieren, welches möglichst aus verschiedenen Gegenden stammt.

Die Hauptschwierigkeit bei der Zusammenstellung der verschiedenen Arten besteht darin, daß man nicht leicht ein sicheres Merkmal ausfindig machen kann, das man als Kriterium für alle Arten verwerten könnte. Die Systematik der nächstverwandten Gruppen (Coccidien nnd Gregarinen) basiert auf den Danerzuständen der Tiere, d. h. auf der Form und Größe der Sporocysten, sowie auf der Zahl der darin eingeschlossenen Sporozoiten. Die Unterscheidnng der einzelnen Arten nach diesen Merkmalen hat sich als das beqnemste Mittel herausgestellt, doch ist sie bei *Aggregata* nicht vollkommen ausreichend, da Arten, die sich wohl in ihren vegetativen Stadien voneinander nnterscheiden lassen, in ihren Dauerzuständen vollkommen einander ähnlich anssehen. Beqnemlichkeitshalber werde ich trotzdem in erster Linie die Dauerzustände verwerten, nnd erst dort, wo sie nicht ausreichen, werde ich die vegetativen Stadien dazu heranziehen.

Meine bisherigen Untersnchungen haben ergeben, daß alle in *Sepia* lebenden Arten 3—4, hingegen alle Arten ans *Octopus* 8—24 Sporozoiten in der Sporocyste enthalten.

1. *Aggregata spinosa* Moroff.

Weiblicher Parasit oval (250—300 μ), männlicher Parasit bedeutend kleiner (120—170 μ). Caryosom länglich, geknickt. Beim Beginn der Kernvermehrung zerfällt es in den männlichen Tieren in kleinere Kugeln. Sporocyste mit 24 Sporozoiten, rund (25—27 μ groß), mit Stacheln versehen.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

2. *Aggregata légeri n. sp.*

Weiblicher Parasit oval (200—250 μ), männlicher Parasit bedeutend kleiner (120—170 μ). Das Caryosom ist sehr lang und ineinander geschlängelt; bei dem weiblichen Parasiten wird es vor dem Beginn der Kernteilung vollkommen aufgelöst; bei dem männlichen Parasiten wird es hingegen während der Kernvermehrung zerteilt. Sporocyste 25—27 μ groß, rund und mit Stacheln an der Oberfläche, mit 16 Sporozoiten.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière)

3. *Aggregata labbéi n. sp.*

Wie *Aggregata légeri*; das auswandernde Trophochromatin ruft starke Strahlungen im Protoplasma hervor. Sporocyste?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus.* Mittelmeer (Cavalière).

4. *Aggregata schneideri n. sp.*

Ähnlich wie *Aggregata légeri.* Bei der Kernvermehrung der weiblichen Parasiten löst sich nur ein Teil des Kerns auf, der reduzierte Kern zerfällt ziemlich plötzlich in einzelne Stücke. Es kommt zu deutlicher Bildung von Chromosomen. Sporocysten?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus.* Mittelmeer (Cavalière).

5. *Aggregata siedleckii n. sp.*

Ähnlich wie die vorhergehenden Arten. Zur Vermehrung zerfällt der reduzierte weibliche Kern in mehrere Stücke, die sich weiter teilen. Bei den Anfangsteilungen kommt es nicht zur Differenzierung von Chromosomen.

Sporocyste mit 16 Sporozoiten, 20—24 μ.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus.* Mittelmeer (Cavalière).

6. *Aggregata jacquemeti.*

Weiblicher Parasit oval (100—150 μ), männlicher Parasit 80—110 μ. Caryosom rund bis länglich, wird vollkommen aufgelöst. Der weibliche Kern wird vor der Teilung aufgelöst. Der männliche wird reduziert und erst dann zerfällt er in einzelne Stücke.

Sporocyste mit 16 Sporozoiten, 15—18 μ, ohne Stacheln an der Oberfläche.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus.* Mittelmeer (Cavalière).

7. *Aggregata octopiana* (Schneider).

Parasit bis 130—180 μ. Caryosom rund. Sporocyste mit 16 Sporozoiten, 20 μ, ohne Stacheln.

Vorkommen: Enddarm von *Octopus.* Mittelmeer (Cavalière).

8. *Aggregata duboscqi n. sp.*

Parasit bis 80—100 μ. Caryosom rund. Sporocyste mit 8 Sporozoiten, ohne Stacheln, rund, 12—14 μ groß.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus.* (Luc sur mère).

9. ***Aggregata reticulosa* n. sp.**

Parasit oval, 120—150 μ groß. Caryosom rnnd. Vor der Kernvermehrung der männlichen Parasiten löst sich das Caryosom auf. Das Chromatin des Kerns ordnet sich in Form eines Retikulnms. Der Kern dehnt sich in einzelne Stücke. Das Trophochromatin wandert in Form von langen Fäden aus dem Kern heraus, welche keine Strahlungen im Protoplasma hervorrufen. Sporocysten?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

10. ***Aggregata ovata* n. sp.**

Parasit 200—300 μ. Caryosom länglich, geknickt.

Ähnlich wie *Aggregata spinosa*. Das Trophochromatin wandert aus dem Kern in Form von langen Fäden heraus, welche keine Strahlungen im Plasma hervorrnfen. Das Chromatin in dem sich teilenden männlichen Kern ist gleichmäßig verteilt. Sporocysten?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

11. ***Aggregata stellata* n. sp.**

Caryosom lang, ineinander geschlängelt; wird vor der Kernvermehrung vollkommen aufgelöst. Das Geschlechtschromatin nimmt die Form längerer Fäden an, die in verschiedene Richtungen im Kern verlaufen. Die Kernteilung bei den männlichen Parasiten findet vermöge pseudopodienähnlicher Auswüchse statt, die ihm vorübergehend eine sternförmige Gestalt verleihen. Sporocyste?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

12. ***Aggregata eberthi*** [Labbé].

Parasit 90—120 μ. Caryosom rund. Sporocyste 8—19 μ, mit 3 Sporozoiten. Schizogonie in *Portunus depurator*.

Vorkommen: Spiraldarm von *Sepia*. Mittelmeer (Cette); Adriatisches Meer (Triest).

13. ***Aggregata arcuata* n. sp.**

Parasit 120—140 μ. Caryosom rund. Im Perlenstadium nimmt der Parasit eine Form an, deren Querschnitt eine bogenförmige Gestalt aufweist. Sporocyste mit 3 Sporozoiten, 6—8 μ groß.

Vorkommen: Spiraldarm von *Sepia*. Mittelmeer (Cavalière).

14. ***Aggregata mingazzini* n. sp.**

Parasit 120—150 μ. Caryosom rund. Sporocyste mit 4 Sporozoiten (10—13 μ).

Vorkommen: Im Darme von *Sepia*. Mittelmeer (Cette).

15. ***Aggregata minima* n. sp.**

Parasit im Verhältnis zu den anderen Arten sehr klein (50 μ). Caryosom rund. Sporocyste mit 3 (?) Sporozoiten (5—7 μ).

Vorkommen: Mittelmeer.

16. ***Aggregata frenzeli* n. sp.**

Parasit 80—100 μ. Caryosom rund. Sporocyste?

Vorkommen: Spiraldarm von *Sepia*. Mittelmeer (Cette).

17. ***Aggregata mamillana* n. sp.**

Parasit 100—150 μ. Caryosom rund. Die sich ablösenden Sporoblasten weisen eine zitzenförmige Gestalt auf. Sporocyste mit 4 Sporozoiten (7—8 μ). Vorkommen: Mittelmeer (Cavalière).

18. ***Aggregata portunidarum*** [Frenzel].

Schizogonie: In *Portunus arcuatus* und *Carcinus maenas*.

19. ***Aggregata coelomica*** [Léger].

Schizogonie: In *Pinnotheres pisum* Penn.

20. ***Aggregata vagans*** [Léger et Duboscq].

Schizogonie: In *Eupagurus prideauxi* Leach. Mittelmeer.

21. ***Aggregata inachi*** [Smith].

Schizogonie: In *Inachus dorsitensis*. Mittelmeer (Neapel).

V. Allgemeiner Teil.

Bei meinen Untersuchungen über die zellparasitischen Protozoen — Coccidien und Gregarinen — ist mir die große Ähnlichkeit aufgefallen, welche zwischen diesen Parasiten und den Eiern der Metazoen besteht. Bei *Aggregata* erstreckt sie sich sogar so weit, daß ein sehr erfahrener Histologe sie für Metazoeneier halten würde, wenn er nicht zuerst über ihre Protozoennatur unterrichtet wäre. Nicht allein die Protoplasma- und Kernstruktur ist zwischen den beiden auffallend ähnlich, sondern es ist auch bei den Reifungserscheinungen, welche den geschlechtlichen Prozessen vorangehen, eine bis ins Detail führende Parallele zu ziehen.

Man könnte auf Grund dieser Tatsachen die Geschlechtszellen der Metazoen als parasitische Protozoen auffassen, welche — um mich mit Weismann auszudrücken — ihren Wirt aus sich selbst herauswachsen lassen. Für diese Auffassung sprechen eine ganze Reihe von Erscheinungen; vor allem das ziemlich unabhängige Leben, das die Geschlechtszellen vom Soma führen. Sie sind die wichtigsten Zellen des Organismenreiches und das Soma steht in ihrem Dienste. Wie nebensächlich das Soma für die Geschlechtszellen ist, kann man aus den zur parasitischen Lebensweise übergegangenen Arten ersehen, wo es oft zur Rückbildung fast aller Organe kommt. Die Geschlechtszellen parasitieren dann gewissermaßen in einem unansehnlichen Überrest des Mutterleibes, und dieser parasitiert wieder in einem zweiten Wirt (*Sacculina*, verschiedene Würmer usw.).

Außerdem verhalten sich die Geschlechtszellen der Metazoen im weitesten Sinne des Wortes wie einzellige Tiere. Zwar könnte dagegen eingewendet werden, daß sie zu einem vielzelligen Gebilde (der Geschlechtsdrüse) vereinigt sind. Man muß jedoch berücksichtigen, daß sie bei den niedersten Metazoen (Spongien) diffus an verschiedenen Stellen zur Entwicklung kommen. Ihre Lokalisierung an eine bestimmte Stelle zur Bildung einer Geschlechtsdrüse[1]) ist eine sekundäre Erscheinung. Sie ist eine Folge der komplizierten anatomischen Verhältnisse ihres Wirtes (des Soma), wo ein Ausführungsgang sich als notwendig herausgestellt hat. Der beste Beweis für ihre Protozoennatur ist jedoch die Tatsache, daß sie vor der Befruchtung ein mehr oder minder langdanerndes, selbständiges

[1]) Die Bezeichnung Geschlechtsdrüse ist eigentlich ganz falsch, da hier weder Sekrete noch Exkrete zur Ausscheidung kommen. Es lösen sich einfach ganze Zellen ab.

Leben führen. Zwar weisen die Metazoeneier in den meisten Fällen keine aktive Bewegung auf; dasselbe trifft jedoch auch für die parasitischen Sporozoen-Coccidien und manche Gregarinen zu. Viel eklatanter ist jedoch diese Ähnlichkeit bei den sich an den Kernen während des Wachstums und der Reifung abspielenden Prozessen, wie dies aus der im folgenden durchgeführten Parallele entnommen werden kann. Ich mache ferner auf den Restkörper, der nach der Bildung der Geschlechtselemente bei den Sporozoen entsteht, und auf den bei der Bildung der Spermatiden vieler Metazoen entstehenden Cytophor aufmerksam. Restkörper nnd Rhachis, resp. Cytophor vieler Metazoen dürften homologe Bildnngen darstellen.

Diese Bemerkungen schicke ich zur Rechtfertigung voraus, daß ich die bei den Protozoen gewonnenen Tatsachen zur Belenchtung vieler bei den Metazoen existierenden Verhältnisse heranziehe, obwohl ich eigentlich nicht der einzige bin, der diesen Weg betritt.

1. Die Struktur des Zellkerns.

Infolge ihrer auffälligen Eigentümlichkeiten erfordert die Kernstruktur der *Aggregata* hier eine ausführlichere Besprechung, indem ich gleichzeitig einen Vergleich zwischen dem Kern dieser Parasiten und dem Kern anderer Protozoen und dem der Eier der Metazoen zn ziehen versnche. Zu diesem Zwecke halte ich es für notwendig, den feineren Bau des Keimbläschens, sowie des Protozoenkerns, wie er nach den neneren Anschauungen (R. Hertwig) dargestellt wird, vorauszuschicken. Danach besteht das ursprüngliche Kerngerüst aus einer achromatischen Grundlage, die uns in Form eines feinen, aus sog. Linin bestehenden Maschenwerks entgegentritt. Letzteres ist von der Nucleolarsubstanz überzogen, welcher das Chromatin (Nuclein) angelagert ist. Eine solche Kernstruktur kommt aber selten zur Beobachtung, da sich das Chromatin entweder allein oder mit einem Teil der Nucleolarsubstanz an eine oder mehrere Stellen zusammenzieht. Andererseits kann sich aber auch die Nncleolarsubstanz allein, ohne Beimengung von Chromatin zur Bildung von sog. plasmatischen oder Plastinnucleolen in mehr oder minder starkem Grade an einzelnen Stellen konzentrieren.

Obwohl der Aufbau des Kerns bei *Aggregata* mit der hier soeben entwickelten Darstellung über den Kern der tierischen Zelle im großen nnd ganzen übereinstimmt, existieren doch manche weitgehende Unterschiede, welche eine ausführlichere Besprechung notwendig machen. Auch hier stellt die Grundlage der Kernstruktur

das achromatische Liningerüst dar, welches sich im ganzen Kern gleichmäßig ausbreitet, nnd je nach der Chromatinmenge, die sich im letzteren verteilt, mehr oder minder verdeckt wird. Das Chromatin kommt darin jedoch sowohl im gelösten Zustande, als anch in Form von größeren nnd kleineren Körnchen vor, wobei es in der Regel im ganzen Kern gleichmäßig verteilt ist.

Im Kern der *Aggregata* hat allerdings Siedlecki anch ein chromatisches Gerüst beschrieben. Ich mnß aber hervorheben, daß ich eine solche Strnktur bei einer einzigen Art in manchen Präparaten zu Gesicht bekam, von denen ich jedoch den Eindruck erhielt, daß die Konservierung etwas zu wünschen übrig ließ. Der ganze Kern stellt in den meisten Fällen eine mehr oder minder dichte Chromatinmasse dar, welche als ein Chromidinm anfgefaßt nnd mit dem Chromidium eines *Actinosphaerium* oder eines Süßwasserrhizopoden verglichen werden kann.

Durch sein Verhalten nimmt wohl das Caryosom oder wenn man will der Nucleolus der *Aggregata* das größte Interesse in Ansprnch. Er zeichnet sich einerseits durch seine Form, welche er bei den verschiedenen Arten annimmt, andererseits dnrch die eigentümliche Struktnr ans, die bei den einzelnen Arten weiten Schwanknngen unterworfen ist.

Das Gemeinsame in der Struktur des Caryosoms aller erwachsenen *Aggregata*-Arten ist darin gegeben, daß es ans zwei Schichten besteht, die verschiedene Färbbarkeit besitzen. Nach den bestehenden Begriffen ist die äußere, sich in Form einer Rindenschicht präsentierende Partie des Caryosoms als Chromatin zu bezeichnen, da sie sich dnrch basophile Farbstoffe sehr stark färbt. Im Gegensatz dazu ist das Innere des Caryosoms durch diese Farbstoffe in den typischen Fällen sehr wenig, in den meisten Fällen gar nicht färbbar; hingegen zeigt es eine sehr starke Neigung zu den acidophilen Farbstoffen, weshalb man seinen Inhalt als Oxychromatin bezeichnet nnd mit der Substanz der „echten“ Nncleolen, mit dem Pyrenin, Nucleolarsnbstanz, Plastin zu identifizieren hat. Wir haben daher im Caryosom dieser Parasiten nach der herrschenden Ansicht zwei Substanzen zn nnterscheiden — die Nucleolarsubstanz und das darin eingelagerte Chromatin.

Bevor wir die Entstehung des Caryosoms von *Aggregata* rekapitulieren, wollen wir vorerst die vorherrschende Ansicht über die Natnr der Nucleolen kurz skizieren.

Nach einer Reihe von Antoren erfährt das achromatische Gerüst des Kerns während der Reifungsprozesse des Keimbläschens eine ge-

wisse Verfeinernng, indem gleichzeitig eine vollkommene oder partielle Zurückziehung des Chromatins und der Nucleolarsubstanz in Form von einem oder mehreren Nucleolen stattfindet. Dadurch entstehen sog. echte oder Plasmanucleolen, welche ans reiner Nncleolarsnbstanz bestehen nnd Nnclein-Nncleolen — bestehend aus Chromatin und Nncleolarsubstanz in wechselnder Menge, so daß der Ursprung der Chromosomen, welche die erste Richtungsspindel bilden, direkt von einem solchen Nuclein-Nncleolus verfolgt werden kann (Hartmann, Günter — Echinodermen; Carnoy et Lebrun, Fick — Amphibien); sie können sich aber auch direkt aus dem Überrest des chromatischen Kerngerüsts differenzieren (Lubosch - Amphibien).

Ferner kommt R. Hertwig anf Grnnd seiner Beobachtnngen über die bei *Actinosphaerium* in vier Formen auftretende Kern-caryokinese zu folgender Vorstellung des Verhältnisses von Chromatin und Nucleolarsubstanz. Das aus dem Protoplasma stammende Chromatin wird in der Nucleolarmasse kondensiert und dadurch organisiert. Zur Bildung von Chromosomen ist ein bestimmtes Quantnm von Nucleolarsubstanz nötig; der sich ergebende Überschuß wird in den Nucleoli festgehalten. Aus der ganzen Darstellnng Hertwig's geht also hervor, daß er im Kerne zwei verschiedene Substanzen unterscheidet, die sich zur Bildung von Chromosomen und Chromatinnucleoli miteinander vermengen können, die jedoch chemisch und ihrer Entstehung nach zwei ganz verschiedene Dinge darstellen. Ihre chemische Verschiedenheit drückt sich in dem differenten Verhalten zn den verschiedenen Farbstoffen ans. Nach Hertwig nnd vielen anderen Autoren stammt das Chromatin ans dem Protoplasma, von dem es sich unter der Einwirknng des Kerns abspaltet. Für die Nucleolarsubstanz existieren hingegen keine Angaben über ihre Abstammung. Es werden ferner von allen Autoren auch bei der Ovo- und Spermatogenese der Metazoen echte Nucleolen nnterschieden, die einen Überschuß an Nucleolarsnbstanz darstellen, nnd chromatinhaltige Nucleolen. Nach Hertwig's Auffassung existiert natürlich kein prinzipieller Unterschied zwischen diesen zweierlei Nucleolen.

Darüber besteht wohl kein Zweifel, daß die innere Partie des Caryosoms bei der *Aggregata* ans Nucleolarsubstanz im Sinne Hertwig's besteht, welcher peripher das Chromatin in Form einer Rindenschicht angelagert ist. Soweit also die Verhältnisse in einem bestimmten Stadinm bei erwachsenen Tieren zu betrachten sind, ohne dabei ihre Genese und ihr weiteres Schicksal zn berücksichtigen, stimmen sie mit dem allgemeinen Schema überein. Wenn jedoch dieses Gebilde

während der ganzen Wachstumsperiode des Parasiten verfolgt wird und die sich an ihn abspielenden Veränderungen in Betracht gezogen werden, ergeben sich so große Schwierigkeiten bei der Unterscheidung dieser zwei Kernsubstanzen, daß eine scharfe Trennung in Chromatin und Nucleolarsubstanz fallen gelassen werden muß.

Der Kern des jungen, soeben in die Wirtszelle eingedrungenen Merozoiten besteht aus kleinen, ziemlich gleich großen Chromatinkörnchen, welche gleichmäßig in ihm verteilt sind; sie sind durch achromatische Lininfäden miteinander verbunden. Die Lininfäden bilden ein Maschenwerk, welches sich von denjenigen des Plasma in keiner Weise unterscheidet. Indem einige dieser Chromatinkörnchen sich an einer Stelle stärker konzentrieren und durch eine stärker glänzende sich diffus färbende Substanz zu einem einheitlichen Körper vereinigen, kommt das Caryosom zustande. Es besteht kein Zweifel darüber, daß diese Kittsubstanz Nucleolarsubstanz oder Plastin darstellt, welche meiner Ansicht nach sicherlich ein Ausscheidungsprodukt der miteinander in Verbindung tretenden Chromatinkörnchen ist. Diese Bildungsweise des Caryosoms wurde zuerst von Schaudinn (1900) bei *Eimeria schubergi* festgestellt; bei *Adelea zonula* von Moroff (1906b), für *Aggregata* von Moroff (1906c) und für die Gregarinen (*Echinomera*) von Schellack (1907) bestätigt. Wir können daraus auf ein häufiges Vorkommen dieser Erscheinung schließen. Die Zusammenziehung einiger Chromatinkörnchen zur Bildung des Caryosoms kann als eine Kernteilung und zwar eine heteropole Kernteilung aufgefaßt werden, welche als Homologon der Kernteilung angesehen werden kann, deren Folge die Bildung des Macronucleus der Ciliateninfusorien ist. Macronucleus und Caryosom sind funktionell homologe Bildungen. Die nach der Bildung des Caryosoms bei *Aggregata* übrigbleibenden Chromatinkörnchen bleiben sicherlich während der ganzen weiteren Entwicklung selbstständig und beteiligen sich nicht an den vegetativen Prozessen der Zelle; erst bei der Vermehrung treten sie in Funktion, infolgedessen sind sie mit dem Micronucleus der Infusorien zu vergleichen.

Der Kern des jungen Merozoiten mit dem soeben gebildeten Caryosom stellt also einen Doppelkern dar: in der Mitte der Macronucleus oder Trophochromatin (Caryosom) und um ihn herum das Idiochromatin entsprechend dem Micronucleus. Sowie das Caryosom in Tätigkeit tritt, wandert aus ihm eine enorme Menge von Chromatin aus, welche das Kernwachstum verursacht; daher glaube ich, daß

der vorhin gemachte Vergleich desselben mit einem Chromidium berechtigt ist. Offenbar ist diese bei *Aggregata* gewonnene Auffassung über den Kern bei allen Protisten, wo ein Kern mit einem Binnenkörper resp. Caryosom vorkommt, anwendbar.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zur Rekapitulierung der Hauptmomente in der Entwicklung des Caryosoms zurück.

2. Funktion des Zellkerns resp. des Caryosoms.

Noch in seiner Jugend fängt das Caryosom bei allen Arten an, chromatische Substanz abzugeben, welche sich im Kern verteilt und ein verschiedenes Schicksal erleidet. Unserer Meinung nach verwandelt sich während dieses Prozezses das Chromatin direkt in Nucleolarsubstanz, wodurch die beiden Partien im Caryosom zustande kommen. Diese Verwandlung der einen Chromatinart in die andere findet in dem Caryosom selbst und auf dem Wege der Auswanderung aus ihm statt.

Im Gegensatz zu der Ansicht, daß das Caryosom resp. die Nucleolen sich durch Zusammenziehung der Nucleolarsubstanz und des Chromatins bilden und weiter wachsen, haben wir bei *Aggregata* gesehen, daß aus dem Caryosom von Jugend auf — gleich mit seiner Bildung — eine große Menge von Chromatin während der ganzen vegetativen Tätigkeit auswandert. Trotz dieser lebhaften Chromatinauswanderung ist das Caryosom so wachstumsfähig, daß es eine so enorme Größe wie z. B. bei *Aggregata légeri* erreichen kann. Diese Tatsache ist wohl genügend, um die Kernsekretiontheorie Haecker's (99) unhaltbar zu machen, welche lautet, daß wir in den Nucleolen es mit einem Abspaltungs- oder Zwischenprodukt des Stoffwechsels zu tun haben, welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kerns in oder an den chromatischen Balken und Faden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe als eine Art Sekret aus dem Kernraum entfernt wird.

Daß sich die eine Art von Chromatin in die andere umwandelt, finden wir auf jedem Schritt in der Entwicklung der *Aggregata*. Ich will hier nur das schönste Beispiel von Umwandlung von Oxychromatin in Basichromatin und umgekehrt bei den männlichen Parasiten von *Aggregata arcuata* hervorheben. Nach der Auswanderung des Trophochromatins ist der Kern gegen chromatische Farbstoffe vollkommen unempfindlich. In diesem Zustande macht er den größten Teil der Teilungen durch; erst am Ende seiner Vermehrung gewinnt er wieder an Färbbarkeit.

Ans diesen bei *Aggregata* gewonnenen Tatsachen ist also mit Sicherheit anznnehmen, daß Chromatin und Nucleolarsnbstanz, soweit dies ans dem Verhalten zu den verschiedenen Farbstoffen erschlossen werden kann, zwei chemisch nnr wenig differente Znstände einer und derselben Substanz sind.

Aus denselben Tatsachen ist ferner mit Sicherheit zu entnehmen, daß die Größe des Caryosoms in einem bestimmten Verhältnis zn den im Parasiten sich abspielenden vegetativen Prozessen steht. Während des Wachstums des letzteren kommen im Protoplasma sowohl beim Weibchen als anch beim männlichen Tier Reservestoffe in einer sehr großen Menge zur Ablagerung. Die Bildungsstätte dieser Reservestoffe ist nnstreitig das Caryosom, wo die ans den Wirtszellen aufgenommenen Nahrungsstoffe zu Chromatin verarbeitet werden. Letzteres geht in Form von Körnchen oder in gelöstem Zustande in den Kern über, von wo ans es weiter ins Plasma überwandert und sich dort in Verbindung mit anderen Substanzen zu Reservekörnchen nmwandelt. Es brancht kaum erwähnt zu werden, daß diese Transportierung des Chromatins mit chemischen Veränderungen verbunden sein wird, die sich in dessen Färbbarkeit kundgeben.

Diese bei *Aggregata* so klar bestehenden Verhältnisse können nicht eine vereinzelte Erscheinung sein, sie müssen ihr Analogon auch bei den übrigen Protisten nnd Metazoen haben, nnr daß sie dort infolge der sich dort langsamer abspielenden fnnktionellen Prozesse nicht so deutlich zutage treten. In der Literatur finden sich besonders in den letzten Jahren eine große Anzahl von Autoren, welche ähnlich lautende Angaben machen. Hier will ich znerst eine Reihe von Beobachtungen erwähnen, denen man im Zusammenhalt mit den im übrigen Tierreich vorkommenden Erscheinungen eine bestimmte und dabei richtige Erklärung geben kann.

A. Funktion des Zellkerns bei den übrigen Protozoen.

Vor allem will ich hier gleich anschließen, daß bereits LÉGER ET DUBOSCQ (1904) die Bildung des Paramylon bei *Stylorhinchus* auf Chromatinumwandlnng zurückführen. Es treten nach diesen Autoren in dem Deutomerit zahlreiche färbbare Körner auf, welche als Plasmosomen den Kern verlassen nnd den Ursprung der fraglichen Nahrungsstoffe geben.

ZÜLTZER (1904) hat ebenfalls auf den Zusammenhang hin-

gewiesen, welcher zwischen der Prodnktion der Glykogengrannla nnd der Chromidien existiert.

Znr Bildnng der Cystenhülle bei den Sporozoen wird das Chromatin verwendet (Léger, Prowazeck, Brasil, Moroff). Die Sporodukten der Gregarinen sind ebenfalls Umwandlungsprodukt des Chromatins (Kuschakiewitsch 1907). Ferner werden die Geißeln der Flagellaten, Myophane, Mantelstrahlen u. a. m. vom Chromatin gebildet [Schaudinn (1903)] nsw.

Bereits von Nussbaum nnd nachher von Gruber wnrde der fundamentale Satz festgestellt, daß bei Infnsorien kernlose Teilstücke von einer Zelle nnbedingt zngrnnde gehen, ohne den verlorengegangenen Teil regenerieren zu können, während kernhaltige Stücke sich vollkommen regenerieren und dnrch Zellteilung weiter fortpflanzen können. Andererseits hat Hofer (89) auf experimentellem Wege gezeigt, daß kernlose Stücke von *Amöba* sich nicht weiter bewegen können, da sie keinen Schleim mehr zu bilden vermögen, außerdem, daß sie nach gewisser Zeit langsam zngrunde gehen. Die Erklärung aller dieser Erscheinungen ist auf die Weise zu geben, daß das zur Reparation der verloren gegangenen Teile nötige Material (Chromatin) fehlt, da sein Bildner, der Kern, nicht mehr vorhanden ist. Daß es manchmal auch kernlosen Partien gelingt, eine Membran zu bilden, spricht nicht im geringsten gegen diese Behauptnng; vielmehr ist ihr eine natürliche Erklärung in der Weise zu geben, daß das kernlose Stück eine bestimmte Menge von Chromatin enthalten haben wird, das sie znr Bildung der Membran verwendet; dieses Chromatin ist aber ein Produkt des Kerns.

Hier ist noch die Zunahme des Macronucleus bei der Teilung der Ciliateninfusorien mit der lebhaften Zelltätigkeit in Zusammenhang zn bringen, doch will ich diese Frage erst bei der Besprechung der Lehre von der Kernplasmarelation ansführlich behandeln.

Ans diesen Versuchen an Protisten wnrde von vielen Autoren der Schluß gezogen, daß der Kern die Alleinherrschaft im Leben der Zelle besitzt. Verworn hält dieser Theorie die von ihm an *Thalassicolla* erzielten Resnltate entgegen, nach welchen die Kerne dieses Tieres ebenso nnfehlbar zngrnnde gehen, sowie man ihnen alles Protoplasma raubt. Dieser Einwand gegen die Alleinherrschaftstheorie des Kerns ist kaum von irgend einem Belang, anch wenn er gegen ihre extremste Fassung gerichtet worden wäre. Denn nach einer so brutalen Operation muß er zugrunde gehen, es wäre ein Wunder, wenn dies nicht eintreten würde. Er ist vor allem an eine bestimmte Umgebung angepaßt, die ihre physikalischen

und chemischen Eigenschaften hat, von wo er auch seine Nahrungsstoffe aufnimmt. Wenn man ihn jetzt plötzlich in ein neues, ganz verschiedenes Medium versetzt, stellen sich zum mindesten solche osmotische Prozesse ein, die ihn zugrunde richten; ferner fehlen ihm die nötigen Vorrichtungen, um die geeignete Nahrung in sich einzuführen. Vertauschen ein Land- und ein Wassertier ihre Wohnorte, so werden alle beide an Sauerstoffmangel ersticken, obwohl hier und dort Sauerstoff genug vorhanden ist. Es fehlt aber die geeignete Vorrichtung, um den Sauerstoff aufnehmen zu können. Doch will ich hier bemerken, daß aus unseren Ausführungen wohl zur Genüge zu ersehen ist, daß wir auch dem Protoplasma eine gewisse Bedeutung im Leben der Zelle einräumen.

B. Funktion des Zellkerns bei den Metazoen.

Jetzt will ich den Verhältnissen der Metazoen einen kurzen Überblick widmen und stelle

a) die Dotterbildung der Metazoeneier

voran, bei der wir oft genau dieselben Bilder zu Gesicht bekommen, wie bei *Aggregata*. In Hinsicht auf ihre Funktion haben wir in den Nucleolen der Metazoeneier das Homologon des Caryosoms zu erblicken. Es besteht kaum ein Zweifel darüber, daß denselben bei der Bildung der Reservenahrung d. h. des Dotters dieselbe Rolle zukommt wie dem Caryosom. Born (1894) war es, der als erster die sich im Kerne am Chromatin abspielenden Erscheinungen in Zusammenhang mit den vegetativen Vorgängen der Zelle brachte. Dieselben sind nach ihm mit Wachtum, Assimilation und Bildung von Deutoplasma verbunden, was eine Steigerung der individuellen Tätigkeit der Zelle bedeutet. Diese Tätigkeit hat eine feinere Verteilung des Chromatins zur Folge, als dies in dem gewöhnlichen Ruhestadium der Zelle der Fall ist. Die Ablagerung und Anordnung der Dotterkörner im Leibe der Eizelle erfordert eine besondere und lebhafte Aktion des Kerns. Doch weiß Born über die spezifische Funktion der Nucleolen nichts Positives anzugeben. Es scheint, als ob er den Nucleolen nur einen dirigierenden Einfluß auf die Zelltätigkeit zuschreibt. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen ist auch Rückert (1892) bei seinen Untersuchungen bei den Selachiern gekommen. Er hebt nur noch hervor, daß sie in Beziehung zum individuellen Leben, nicht zur Fortpflanzung stehen, da sie beim Beginn der Mitose ver-

schwinden, um nach Beendigung derselben — im Ruhezustand des Kerns — wieder aufzutreten.

Viel demonstrativer tritt die Beteiligung der Nucleolen an den vegetativen Prozessen des reifenden Amphibieneies nach den Untersuchnngen von CARNOY et LEBRUN (1897) auf, welche im Gegensatz zu BORN und RÜCKERT festgestellt zn haben glauben, daß das letzte Spirem sich vollkommen in eine Anzahl von Nucleolen verwandelt. Letztere weisen jedoch einen knrzen Bestand auf, da sie sich bald selbst in nene fädige Elemente umwandeln, diese nehmen eine sehr verschiedene Form an nnd treten uns in Gestalt von Flaschenbürsten, Pates d'oix etc. entgegen. Nach abermaligem Zerfall dieser chromosomenähnlichen Gebilde werden Nucleolen zweiter Ordnnng gebildet. So setzt sich dieser Prozeß weiter fort, indem mehrere miteinander abwechselnde Generationen von Nucleolen und Chromatinfäden sich ablösen, bis schließlich die definitiven Chromosomen gebildet werden. Während dieser ganzeu Umbildung entstehen die Nncleolen an der Oberfläche des Kerns nnd wandern dann gegen seine Mitte. Dort erleiden sie ihre Umwandlung, indem sie sehr oft bei ihrem Zerfall in Trümmer einen Haufen von Chromatinkörnchen in der Kernmitte bilden. Wir sind überzeugt, daß die Bildnng nnd Zerstörung der Nncleolen mit der Produktion des für die Dotterbildnng nötigen Chromatins im Znsammenhang steht. Die Nucleolen bilden sich an der Kernoberfläche, lösen sich gegen die Kernmitte anf, indem sie zuerst in Körnchen oder Fäden zerfallen. Die so entstandene chromatische Snbstanz wandert ans dem Kern herans; einige der übrig bleibenden Chromatinkörnchen wachsen zu neuen Nucleolen heran, welche das Schicksal ihrer Vorgänger teilen nsw., so wiederholt sich der Prozeß, bis das Eiwachstnm beendigt wird.

Zn einer ähnlichen Anffassung der Beziehnng zwischen Steigerung der individnellen Zelltätigkeit und der feinen Verteilung des Chromatins im Kern kommt auch PETER (1898), nach welchem die nutritive und aufbauende Tätigkeit des Kerns in Znsammenhang mit der Chromatinverteilnng steht. Er meint, daß sie bis zu ihrem Minimnm sinken würde, falls sich alles Chromatin zu einem einzigen Körper vereinigen würde. Ich glaube, daß der Autor hier die Bedeutnng der Chromatinverteilnng in seinen Hauptzügen verkannt hat. Die Nncleolen zerfallen in kleine Körnchen, nicht um ihre Tätigkeit zn steigern, sondern diese Pulverisiernng steht mit der Answandernng des Chromations aus dem Kern, um sich in der Eizelle weiter in Reservenahrung umzuwandeln, in Zusammenhang. Immerhin hat PETER mit der Behanptung, daß sich das Chromatin

an die nutritive und aufbauende Tätigkeit der Zelle stark beteiligt, das Richtige getroffen. Nach Bluntschli (1904) wird der Dotter in den Eiern von *Ciona* ebenfalls vom Chromatin gebildet.

Zu einer anderen Ansicht über die Bedeutung der Nucleolen und überhaupt des Keimbläschens ist Lubosch (1901) gekommen. Nach ihm trifft der Reiz die Eizelle von außen, das Nährmaterial wird ihr ebenfalls von außen zugeführt; die Assimilation steht im wesentlichen unter dem Einfluß des Eileibes, vornehmlich der Tätigkeit des Follikelepithels. Er geht in seinen Betrachtungen so weit, daß er die Dotterkörnchen, man möchte sagen, als höchst unwillkommene Eindringlinge von außen betrachtet, gegen welche die Zelle durch eine geeignete Strukturveränderung des Keimbläschens sich zu schützen gezwungen ist. Er sieht nämlich die primäre Veränderung in der Zuführung des Dottermaterials von außen an, indem er gleichzeitig das Keimbläschenstadium als eine Anpassung des Kerns an veränderte biologische Momente seiner Umgebung zum Schutze, zur Erhaltung und zur Ernährung seiner Erbmasse betrachtet. Erst sekundär sei diese Struktur des Keimbläschens Trägerin einer zweiten Funktion der Assimilierung geworden.

Richard Hertwig betrachtet, getreu seiner Lehre von der Kernplasmarelation, von der weiter unten ausführlich die Rede sein wird, das Protoplasma als Werkstätte, in welcher unter der Direktion des Kerns alle formativen Prozesse sich abspielen. Nach ihm besteht das Protoplasma der Metazoen aus Chromatin und achromatischer Substanz, die für gewöhnlich miteinander innig verbunden sind. Erst unter der Einwirkung des Kerns werden vom Protoplasma Chromatinteilchen abgespalten, welche in der Fortpflanzungszeit dem Kern zu dessen Ernährung und zur Vermehrung seines Chromatins zugeführt werden. Es ist aber hochwahrscheinlich, daß dieselben Spaltungsprozesse sich abspielen, wenn Verdauungssäfte oder histologische Differenzierungen gebildet und Schäden oder Defekte ausgebessert werden sollen. Es wächst daher der Kern auf Kosten des Protoplasma, indem er von ihm sein Chromatin bezieht. Wenn später aus dem riesig angewachsenen Kerne umgekehrt Chromatinteilchen ins Plasma überwandern, so handelt es sich infolgedessen um ihm fremde Stoffe, die wieder zu ihrer Bildungsstätte zurückkehren.

Gurwitsch (1904) ist ebenfalls wie Lubosch der Ansicht, daß die chemische Ausarbeitung der vitellogenen Stoffe nicht dem Eiplasma selbst, sondern den Follikelzellen zufällt. Die Eizelle stellt sozusagen ein Depot vor, wo die im flüssigen Zustande eingeführten

Stoffe abgelagert werden. Sollte das Eiplasma mit der Ausarbeitung des Dotters betraut sein, so wäre, seiner Meinung nach, der Sinn dieser riesigen chemischen Arbeit des Eiplasmas, welche zur Elaboration des Dotters verwendet wird, kaum einzusehen, nachdem es sich um vorübergehende Bildungen handelt, welche vom Cytoplasma wieder assimiliert werden müssen. Ich glaube jedoch kaum, daß der geschätzte Autor des sonst sehr glücklich abgefaßten Buches „Morphologie und Biologie der Zelle“ diesen Einwand auch weiter aufrecht halten wird.

Gerade die letzten Jahre haben uns aber über diese Frage wichtige Aufschlüsse gebracht. Es ist sicher anzunehmen, daß während des Eiwachstums das Chromatin aus dem Kern zum großen Teil in gelöstem Zustande heraustritt. Am besten ist jedoch der Beweis für diese Auswanderung in solchen Fällen zu führen, wo sich das Chromatin vorübergehend zu einem Körper verdichtet, den man als Dotter- resp. Nebenkern bezeichnet. Nachdem über die Bildung dieses Körpers von den früheren Autoren die allerverschiedensten Vermutungen ausgesprochen wurden, hat Popoff (1907) in einer soeben erschienenen Arbeit den endgültigen Beweis erbracht, daß wir es in diesem Gebilde mit aus dem Kerne herausgetretenem Chromatin zu tun haben. Bereits van der Stricht hat mit Bestimmtheit behauptet, daß die Mitochondrien (Chromidien Goldschmidt's) direkt in die Bildung des Dotters eingreifen. Popoff konstruiert ebenfalls, daß die Produktion des Dotters mit der Abnahme der Chromidien (Nebenkern) zusammenfällt und gibt der Möglichkeit Raum, daß die Chromidien in diesen Prozeß eingreifen können, ohne sich jedoch eine Vorstellung über die Art und Weise dieses Eingriffes machen zu können.

Wir werden in unserer Behauptung, daß zur Dotterbildung hauptsächlich Chromatin zur Verwendung kommt, kaum fehlgehen, wobei der Kern die für die Bildung des Dotters nötige Chromatinmenge ausarbeiten muß. Erst sekundär, wenn die Zelle, d. h. das Ei sozusagen parasitisch auf Kosten ihrer Schwesterzellen zu leben angefangen hat, hat das Keimbläschen — da es sich um Geschlechtszellen handelt — zum großen Teil seine formative Aufgabe — Reservestoffe zu bilden — aufgegeben. Infolgedessen bleibt seine üppige Entfaltung aus. Ein solches Verhältnis findet sich bei der Reifung des Eies vieler Insekten, wo das Ei auf Kosten seiner Schwesterzellen wächst. Von diesem Parasitismus „besonderer Art“ läßt sich eine aufsteigende Reihe von Fällen anführen. Bei dem Cypridenei ist nur eine Nährzelle vorhanden (Woltereck). Die

Verhältnisse bei *Dytiscus*, wo vier Nährzellen vorhanden sind (Giardina), führen uns zu einer ganzen Reihe von Fällen bei vielen anderen Insekten, wo das Ei von einer großen Menge Nährzellen umlagert ist: *Rhizotrogus* (Rabes 1900), *Lithobius* (Tönniges 1901), Collembolen (Lécaillon 1901), *Anurida maritima* (Claypole 1898), Teleostier, Amphibien (Peter 1898), Bienenkönigin (Paulcke 1900) usw. Überall läßt sich der Grad der Verkümmerung des Keimbläschens in Parallele mit der Anzahl der Nährzellen stellen, sodaß Lubosch (1902) vollkommen mit Recht sagt: „Je mehr Nährzellen, je untätiger das Keimbläschen." Mir ist nur unbegreiflich, daß dieser Forscher diese Reihe von schönen Beispielen zusammenstellt, um die Born'sche Ansicht über die Beteiligung des Chromatins an der Bildung des Dotters zu widerlegen, indem er zu dem Schlusse kommt, daß die Struktur des Keimbläschens eine Folge der Dotterbildung und nicht eine Ursache ist. Gerade diese Beispiele zeigen aufs deutlichste, daß uns hier in dem Keimbläschen ein Organ vorliegt, dessen strukturelle Veränderungen auf seine Aufgabe den Dotter zu bilden hindenten. Dann fällt ferner die Annahme Lubosch's, daß die Struktur der Keimbläschen eine Anpassung seiner Erbmasse an die durch die Dotterbildung hervorgerufenen Veränderungen ist. Denn wenn diese Annahme richtig wäre, so müßte das Keimbläschen seine schützende und erhaltende Aufgabe bei der Dotterbildung durch eine entsprechende Vergrößerung seines Volums demonstrieren. Denn der Dotter ist einmal da; auf welchem Wege, ob er durch die Nährzellen oder auf eine andere Weise sich eingeschlichen hat, ist für das Ei gleichgültig.

Die natürlichste, den wirklichen Verhältnissen am besten entsprechende Erklärung der Struktur des Keimbläschens ist möglich, wenn wir sie in Zusammenhang mit der Dotterbildung betrachten. Diese Dotterproduktion hat bei den allerverschiedensten Bedingungen sich zu vollziehen. Einmal muß der nötige Dotter in einer sehr kurzen Zeit produziert werden — bei periodisch eierlegenden Tieren. Ein anderes Mal dauert die Eireifung jahrelang. Infolgedessen ist dieselbe Leistung von einem viel einfacheren (kleineren) Keimbläschen möglich, wie im ersten Fall. Ein äußerst wichtiges Moment ist die Nahrungszufuhr für die wachsende Eizelle, für welche bei nahe verwandten Arten sehr verschiedene Vorrichtungen existieren können. Die Keimbläschenstruktur ist infolgedessen eine Anpassung an die engeren Verhältnisse, die uns in der Keimdrüse einer Tierart gegegeben sind; infolgedessen hat sie eine Phylogenie für sich selbst, die sich unabhängig von der Stammesgeschichte der betreffenden

Art abgespiel that. Daher ist es, scheint es mir, ganz verfehlt, zur Begründung der systematischen Stellung einer Tierart die Struktur des Keimbläschens in ausgedehntem Maße heranzuziehen.

Je langsamer die Dotterbildung vor sich geht, oder je geringer sie ist, desto einfacher ist das Keimbläschen, während es um so komplizierter wird, je intensiver die Dottermassen in den Kern abgelagert werden. Am kompliziertesten ist sie bei solchen Tieren, die nicht nur sehr dotterreiche Eier bilden, sondern diese auch in periodischer Folge zur Reife gelangen lassen. Ich habe hier vielfach Lubosch (1902) wörtlich citiert, dessen Ausführnngen des Tatbestandes ich vollkommen beipflichte; zwischen uns besteht nur in der Deutung dieser Tatsachen eine Differenz.

b) Bildung der Sekrete.

Alle Forscher sind in dem Punkte einig, daß der Kern in engster Beziehnng zu der sekretorischen Tätigkeit der Drüsenzelle steht. Die Ansichten gehen nur bezüglich des Wesens dieser Beteiligung auseinander.

Eine ganze Reihe von Autoren lassen eine äußerst vielseitige und innige Beteiligung des Kerns an der Sekretion zu. Vor allem stützen sie sich in ihren Annahmen auf die Tatsache, daß der Kern gleichzeitig mit der sekretorischen Tätigkeit der Zelle sehr weitgehende Strukturveränderungen erfährt, indem insbesondere seine Nucleolen durch ihre Zunahme an Größe und an Zahl, sowie durch Veränderung in ihrer Färbbarkeit anf eine starke Funktion hinweisen. Durch Teilung zerfallen die Nucleolen in viele kleine Körnchen, welche schließlich — nach manchen Autoren durch vollkommene Auflösung, nach anderen auf dem Wege der Diffusion — ihre chromatische Substanz dem Kernsaft abgeben. Gerade bei einer solchen Tätigkeit nimmt der Kern an Volnmen doppelt, ja bei künstlicher Reizung oft 5 mal an Größe zu. Oft wird angenommen, daß das Chromatin in gelöstem Zustande aus dem Kern heraustritt, doch liegen eine ganze Anzahl von Beobachtnngen vor, welche positiv die Teilung der herangewachsenen Nucleolen in größere und kleinere Tochter- und Enkelnucleolen behaupten, welche letztere aus dem Kern als Plasmosomen ins Protoplasma übertreten. Ich erinnere an die Untersuchungen von Mathews (1899), der bei Pankreaszellen von *Necturus* u. a. m. die sog. Basalfilamente, in Zusammenhang mit dem Kernchromatin sah und sie aus demselben entstehen läßt; Garnier (1899) beschreibt in Parotiszellen eine starke Auswanderung

des Chromatins in Form von Ergastoplasma aus dem Kern. Vor Beginn dieses Prozesses zeichnet sich der Kern dnrch eine enorme, und dabei diffuse Hyperchromasie ans, wodurch seine Struktur vollkommen verdeckt wird. Nach der Auswanderung des Ergastoplasma d. h. der Chromidien, weist er hingegen ein sehr deutliches achromatisches Gerüst auf und ist bedeutend chromatinärmer.

Solche ergastoplasmatische Bildungen, welche oft auch als Basalfilamente bezeichnet werden, wurden von einer ganzen Anzahl von Forschern bei den verschiedensten Zellen festgestellt: Milchdrüsen (Simon), Hepatopancreas (Henneguy, Vigier), Hauptzellen der Fundusdrüsen (Theohari, Cadé), Giftzellen der Schlangen (Launoy 1903), Giftzellen der Epidermis von Salamanderlarven (Gurwitsch 1904), Submaxillaris (Jonveuel) usw. Sehr positiv lauten in dieser Hinsicht die Angaben Launoy's (1903) für die Bildung der Giftsekrete und der Sekretstoffe verschiedener Drüsenzellen. Überall treten aus dem Kerne Chromidien (Ergastoplasma) in großer Menge heraus, welche sich vollkommen in Cytoplasma auflösen; gleichzeitig oder unmittelbar darauf bilden sich Sekret und Giftkörnchen, so daß für letztere, obwohl sie mit den Chromidien in keinem morphologischen Zusammenhang stehen, die chromatische Herkunft nicht zu bezweifeln ist.

In diese Kategorie gehören noch die an Subcnticulardrüsen von *Piscicola rapax* von Montegomery (1899) gemachten Beobachtungen. Nach diesem Antor sollen die völlig ausgebildeten Drüsenzellen eine solche Größe erreichen, daß sie mit bloßem Ange gesehen werden. Hand in Hand mit der Ansammlung (wohl Bildung?) des Sekrets findet eine enorme Vermehrung der Nucleolen statt; sie nehmen eine S- oder V- oder W-form an nnd erreichen in dem vergrößerten Kern oft die stattliche Anzahl von 300—400. Hieranf treten Stadien auf, wo diese Nucleolen bis auf einen zurückgebildet werden; zu diesem Zweck werden sie in das Protoplasma ausgestoßen, wo sie der Auflösung anheimfallen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß das Chromatin, welches diese Nucleolen zusammensetzt, zur Bildung des Sekrets verwendet wird.

Hier muß ich noch der Epithelzellen des Mitteldarms und der Drüsenzellen des Enddarms von *Ascaris* gedenken, bei welchen Goldschmidt (1904) eine Auswanderung von Chromatin aus dem Kern beschrieben hat, welche mit der funktionellen Tätigkeit dieser Zellen zusammenfällt.

Obwohl man über die Entstehung dieser Gebilde nicht einig war, hat man in allernenester Zeit ihre Genese aus dem Kern endgültig

feststellen können. Der Austritt des Chromatins durch die Kernmembran in Form von größeren Körnchen, die man mit Vigier als Pyrenosomen oder auch als Plasmosomen bezeichnet, wurde durch die Untersuchungen einer ganzen Anzahl von Forschern (Nicolaides und Melissinos, Ver-Ecke, Laguesse, Henneguy, Vigier, Launoy usw.) beschrieben. Von manchen wird sogar angegeben, daß sich diese Plasmosomen zu Nebenkernen umwandeln. Kurz, bei allen diesen Zellen ist ein allgemeiner Zug vorhanden, der darin besteht, daß eine große Menge Chromatin aus dem Kern austritt und im Protoplasma vorübergehend eine verschiedene Form annehmen kann. Daß dieses Chromatin zur Sekretbildung verwendet wird, wird von vielen Forschern für viele Fälle direkt behauptet, in anderen Fällen kann dies direkt aus der Korrelation erschlossen werden, welche zwischen Sekretproduktion und diesen chromatischen Bildungen in der Zelle besteht. Es steht nämlich fest, daß dem sekretleeren Zustande der Zellen ein Maximum in der Ausbildung den Chromidien (Ergastoplasmas) entspricht; mit der Anhäufung von Zymogenkörnern und ihrer Umwandlung zu Sekret schwinden die Ergastoplasmafäden vollkommen, und auf der Höhe der Sekretbildung sind letztere nicht mehr nachzuweisen.

Allerdings existieren auch manche Hypothesen, welche die Sekretbildung auf eine andere Weise zu erklären suchen, bei der sich das Chromatin in keiner Weise an diesem Prozeß beteiligt; doch beruhen sie oft nur auf einzelnen unzureichenden Beobachtungen, deren Deutung nicht vollkommen einwandsfrei ist. Ich erinnere an die Granulatheorie Altmann's, welche besagt, daß die kleinsten Granula unter Aufnahme der von außen zugeführten Nahrungsstoffe und ihrer Assimilierung zu großen, nicht mehr vitalen Stoffwechselkörnern stark heranwachsen; diese sind bestimmt, als Sekret die Mutterzelle zu verlassen. Selbstverständlich gehen dadurch viele primäre Körner verloren. Durch Teilung der übrigbleibenden werden sie jedoch wieder ersetzt. Diese Theorie steht in direktem Widerspruch mit vielen Beobachtungen, unter anderem auch mit den Angaben von Galeotti, welcher in einer Reihe von Drüsenzellen das erste Erscheinen der Sekretgranula in Form von fuchsinophilen Körnchen zurückverfolgt und ihr Heraustreten aus dem Kern festgestellt hat; ferner hat Launoy (1903) ebenfalls festgestellt, daß die den Kern als Pyrenosomen verlassenden Nucleolen im Protoplasma in viele granulaähnliche Körnchen zerfallen, welche allem Anschein nach als Sekret ausgeschieden werden. Außerdem wurde

ein Zustand in den Drüsenzellen festgestellt, bei dem die Granula vollkommen fehlen, folglich müssen sie neu gebildet werden.

Die übrigen Hypothesen will ich hier übergehen, da sie die Umwandlnug des Chromatins in Sekrete anerkennen; ob diese selbständig oder durch Vermittlung von Protoplasmabildungen höherer Wertigkeit (Basalfilamente Garnier) geschieht, ist für uns von keiner Bedeutung. Doch will ich gegen die Hypothese Garnier's hervorheben, daß der amorphe Stoff, der ans dem Kern heraustritt und das nötige Material für das protoplasmatische Reticulum liefert, doch echtes Chromatin oder ein Umwandlnngsprodnkt desselben darstellt und in keiner Weise als ein selbständiger Bestandteil der Zelle angesehen werden kann. Außerdem steht für die übrigen Behauptungen der Beweis noch aus.

Hier will ich noch auf die Frage kurz eingehen, welche Teile des Kerns mit der Chromatinprodnktion betraut sind. Nach beendigter Sekretion ist der Kern sehr chromatinarm; in den meisten Fällen ist ein achromatisches Gerüst in ihm deutlich zu sehen, worin in spärlicher Menge Chromatinpartikeln verteilt sind; außerdem ist ein größerer Nucleolus vorhanden. Beim Beginn der Sekretionstätigkeit ist es vor allem der Nucleolus, an welchem sich die stärksten Veränderungen abspielen. Er nimmt stark an Größe zu und erfährt eine Teilung. Die Tochternucleolen wachsen heran und teilen sich ihrerseits; oft zerstäubt der Nucleolus, oder seine Abkömmlinge nnd die so entstandenen kleinen Körperchen wandern aus dem Kern aus. Sehr oft erfährt der Nucleolus eine eigentümliche Vacuolisierung. Die Vacuolen sind mit einem acidophilem Inhalt gefüllt, dessen Umwandung in Sekretgrannlationen sich oft deutlich verfolgen läßt; oft lösen sich die Nucleolen in dem Kernsaft vollkommen auf (Launoy 1903).

Sehr interessant ist die Entstehung der nucleolären Vacuolen, welche von manchen Autoren in verschiedenen Drüsenzellen beschrieben wurde. Vigier (1900a u. b) hat die Ausbildung solcher Vacuolen in den Hautdrüsen von *Triton* beim Beginn und während der Sekretion verfolgt. Nach ihm bilden sich größere nnd kleinere Vacuolen, welche zuerst dicht dem Nucleolus anliegen. Sie verwandeln sich in Sekretgranula und verlassen den Kern, indem sie in das Protoplasma übertreten, wo sie weiteren Veränderungen anheimfallen. Ähnliche Erscheinungen hat auch Mme Phisalix in den Kernen der Giftdrüsen vom Salamander beschrieben. Ich will noch auf die Ähnlichkeit aufmerksam machen, welche zwischen der Bildung

dieser Vacuolen und der Knospung des Caryosoms bei den meisten *Aggregata*-Formen aus *Sepia* existiert.

c) Bildung von Muskeln- und Nervensubstanz.

In den früher betrachteten Fällen wird das aus dem Kern heraustretende Chromatin zur Bildung von Sekreten und Exkreten verwendet. Jetzt wollen wir aber auch solche Fälle (Bilder) anführen, bei welchen das Chromatin in der Zelle selbst als Ersatz von durch mechanische Leistung verbrauchten Stoffen zur Verwendung kommt. Ich meine hier zuerst die Umwandlung des Chromatins in Muskel- und Nervensubstanz. Es war zuerst Goldschmidt (1904), welcher die Chromatinproduktion des Kerns in Zusammenhang mit der Zelltätigkeit brachte, indem er in den stark funktionierenden Zellen der verschiedenen Gewebe von *Ascaris* eigentümliche chromatische Strukturen gefunden hat, die er als Chromidialapparat bezeichnete. Er hat nämlich auf das schönste bewiesen, daß während der funktionellen Tätigkeit der Zelle Chromatin aus dem Kerne heraustrat, welches sich in der Zelle in Form von Fäden verschiedener Größe und Dicke verteilt, um mit der Funktion der Zelle zu verschwinden. Gerade in den Muskelzellen von *Ascaris* hat er diese Bildungen beschrieben, wo sie oft in einer sehr großen Menge vorkommen. Außerdem hat er durch Versuche den Beweis erbracht, daß mit der erhöhten Tätigkeit der Muskelzellen auch der Chromidialapparat eine entsprechende Entfaltung erfährt. Durch geeignete Mittel hat er nämlich die Würmer zu länger andauernden starken Kontraktionen gereizt. Die Folge davon war die stärkere Produktion der Chromidien.

Ausgehend von seinen bei *Ascaris* gewonnenen Vorstellungen hat Goldschmidt diese chromatischen Bildungen mit den bei allen lebhaft funktionierenden Zellen im ganzen Tierreich vorkommenden ähnlichen Bildungen verglichen und unter den Begriff „Chromidialapparat“ zusammengefaßt, indem er gleichzeitig die von Schaudinn aufgestellte Hypothese vom Dualismus des Zellkerns weiter ausbaute. Doch will ich darüber weiter unten ausführlicher berichten; hier mag diese Bemerkung genügen.

Ein Gegenstück zu diesem Chromidialapparat, welcher in sich in lebhafter Funktion befindenden Muskelzellen vorkommt, ist uns in den sogenannten „Roncoroni'schen Fibrillen“ gegeben, welche in Nervenzellen vorkommen und in der neuesten Zeit von Mencl (1906) etwas ausführlicher beschrieben wurden.

Der Chromidialapparat der Nervenzellen wurde zuerst von Roncoroni gefunden und seine chromatische Natur richtig erkannt. Es handelt sich auch hier um Chromatinfäden von verschiedener Dicke und Länge, welche ihre Entstehung vom Kern, ja genauer gesagt, direkt von Nucleolen nehmen. Oft tritt das Chromatin auch in Form von kleinen Körnchen aus dem Kern heraus und bildet größere und kleinere Haufen im Plasma der Nervenzelle. Manchmal besteht der Chromidialapparat aus kurzen dünnen Chromatinfäden, welche um den Kern herum eine mehr oder minder breite Schicht von chromatischem Reticulum bilden. Manche Bilder von Mencl's Arbeit (Fig. 10. 15, 22, 38 a, b etc.) sind äußerst ähnlich mit den Figuren 4, 5, 12, 24 etc. von Goldschmidt's Arbeit (1904).

Obwohl Mencl ihre Entstehung aus den Nucleolen festgestellt hatte, beschreibt er sie als Fibrillen, und erst in einem Nachtrag zu seiner Arbeit hat er sich entschlossen, diese chromatischen Gebilde mit dem Chromidialapparat zu vergleichen. Daß dieses Chromatin, dessen nucleäre Entstehung zweifellos ist, zur Bildung von Nervenfibrillen und zur Reparation der durch die Funktion entstandenen Verluste der Nervenzellen verwendet wird, ist sicher anzunehmen.

d) Bildung anderer Zellbestandteile.

Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch mehrere Fälle anführen, in welchen sich das Chromatin direkt zu den verschiedenen Zellbestandteilen und Zellprodukten umwandelt. Überall tritt das Chromatin aus dem Kern, ja oft aus den Nucleolen heraus. Es verweilt gewöhnlich im Protoplasma, nimmt verschiedene Form an und wurde infolgedessen als Mitochondrien, Trophospongien, Apparato reticulare etc. beschrieben. Doch wurde die Zusammengehörigkeit aller dieser Gebilde, wie erwähnt, bereits von Goldschmidt (1904) richtig erkannt und unter dem Begriff der Chromidien vereinigt. Ihr Chromatin findet verschiedene Verwendung, die wir bereits zum größten Teil besprochen haben. Mitochondrienkörnchen werden ferner zur Bildung des Skelets für die Fortsätze der Decapodenspermen verwendet. Bei der Maus wandeln sich die körnchenförmigen Mitochondrien zu einer Spiralhülle oder Verbindungsstückhülle (Benda 1903), bei *Blatta* ebenfalls (Wassilieff 1907) etc. um.

Galeotti (1897) hat ferner eine direkte Beteiligung des Kerns bei der Bildung des Pigments festgestellt. Bei diesem Prozeß soll besonders der Nucleolus beteiligt sein. Er nimmt stark an Größe zu, indem er gleichzeitig auch sein Färbungsvermögen ändert; er

wird dunkel, dann transformiert er sich in eine Pigmentmasse, welche später in den Zelleib übertritt.

Prowazek (1907 a) hat ebenfalls eine Beobachtung gemacht, welche für die nucleäre Herkunft des Pigments spricht. Er hat in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns runde, fettartige, schmutzig-grüngelbe Einschlüsse beobachtet, welche eine kappenförmige Anordnung aufweisen. Er bezeichnet sie als Pigmentbildner, weil sie in ihrem Innern reichliches Pigment bilden. Nach ihrer Lage zum Kern vermute ich jedoch, daß diese Pigmentbildner aus dem Kern herausgewandertes Chromatin darstellen, welches bereits eine mehr oder minder weitgehende Umwandlung erfahren hat.

Klaatsch (1895) hat für die Appendicularien gezeigt, daß die Kernveränderungen in den gehäusebildenden Epithelzellen den morphologischen Ausdruck der außerordentlich hohen und intensiven sekretorischen Leistung dieser Zellen darstellen. Diese Erscheinung ist nicht anders zu deuten, als daß der Kern das nötige Chromatin liefert, welches durch seine Umwandlung die Gehäusesubstanz bildet.

In Bezug auf den Zusammenhang, welcher zwischen der Zellsekretion und dem Nucleus besteht, sind die Versuche, welche Marshall und Vorhies (1906) an Phriganidenlarven angestellt haben, sehr demonstrativ. Sie haben nämlich die Spinndrüsenzellen von *Platyphylax designatus* zu starker Sekretion gereizt, indem sie das Gehäuse der Larve ständig zerstören. Hand in Hand mit der verstärkten Sekretion ging auch die Vergrößerung des Kerns, welcher nach allen Seiten freie oder miteinander anastomierende Verzweigungen bildete. Schließlich wurde ein Zustand erreicht, in welchem die secernierende Zelle von dem Nucleus förmlich ausgefüllt wird. Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei einer erneuerten Untersuchung sich eine lebhafte Chromidienauswanderung aus dem Kern feststellen lassen wird, und daß das Kernwachstum in Zusammenhang mit der Chromatinbildung steht; dieses Chromatin wandelt sich seinerseits in das Sekret (den Kittstoff) um.

Für die Guarnieri'schen Körperchen wurde ferner gezeigt, daß sie aus einer plastinartigen und einer chromatischen Substanz bestehen und daß ihre Genese in einer sehr innigen Beziehung zu dem Kerne steht. Diese Körper werden als Abwehrprodukte der Zelle betrachtet und ihrer Reaktion nach mit dem Plastin identifiziert. Nach den Untersuchungen von Paschen (1904) sollen sie bei einer Revaccination viel rascher und in viel größerer Anzahl erscheinen, was auf ihre celluläre Herkunft schließen läßt.

Diese Beispiele können noch weiter vermehrt werden, doch sind

die bereits angeführten ausreichend, um unserer These eine sichere Grundlage zu schaffen; daher will ich von weiteren Anfzählungen Abstand nehmen.

Daraus ist mit Evidenz zu ersehen, daß überall, wo eine formative Tätigkeit in der Zelle zu beobachten ist, auch sehr viel freies Chromatin im Plasma vorkommt; außerdem steht die Größe des Kerns, sowie die Menge des im Plasma zerstrenten Chromatins im Verhältnis zu der Intensität der Zelltätigkeit. Es unterliegt keinem Zweifel mehr, daß dieses im Plasma zerstreute Chromatin ein Kernprodukt oder genauer gesagt ein Produkt der Nucleolentätigkeit darstellt und durch seine Umwandlnng das Material für die verschiedenen Zellbestandteile nnd Prodnkte liefert.

e) Zusammenfassung.

Unsere Auffassung über die Bedeutung der Nucleolen der Metazoen und nucleolenähnlichen Gebilde (Caryosom, Binnenkörper) der Protozoen läßt sich folgendermaßen kurz resnmieren: Im Leben einer Zelle spielen sich eine ganze Reihe von formativen Leistungen ab, welche nns 1. in Form von Verdaunngssäften bei den Drüsenzellen, 2. in Form von histologischen Differenzierungen bei Mnskeln, Nervenzellen, Bindesubstanzen, Knorpelsubstanz, Cystenhüllen, harten Skeleten usw., ferner in Form von Reservestoffen — Dotter bei Metazoeneier, Amylon, Paramylon nsw., bei Protozoen — entgegentreten. Alle diese Differenzierungen der Zelle, welche seit Ranvier als Zellsekretion aufgefaßt werden, sind Umwandlungsprodukte des Chromatins, dessen Bildungsstätte in den Nucleolen, vielleicht auch im Kern zu suchen ist. Die Nucleolen haben ferner die Anfgabe, bei der Furchnng sowie bei der Sporoblastenbildung vieler Sporozoen die nötige Nahrnng für die Chromosomen der sich rasch vermehrenden Kerne zn schaffen. Bei dieser Tätigkeit erfährt das aus den Nucleolen heraustretende Chromatin eine ganze Reihe von Veränderungen meist chemischer Natur, die sich durch seine wechselnde Färbbarkeit kund geben. Infolgedessen ist zwischen Chromatin, Nucleolarsubstanz, Lanthanin, Ödomatin usw. kein prinzipieller Unterschied zu ziehen, da das eine das Umwandlungsprodukt des anderen darstellt. Alle diese Substanzen treten im Protoplasma mit anderen Körpern in Verbindung, um die vorhinerwähnten Zellbestandteile zu bilden.

In unseren Ausführungen war es uns vor allem daran gelegen, auf morphologischer Grundlage eine Auffassung über die inneren

Vorgänge in der Physiologie der Zelle zu gewinnen. Die Auswanderung des Chromatins aus dem Kern in morphologisch definierbare Körper, sein Vorhandensein überall, wo Zellsekretion d. h. überall, wo chemische Umwandlungen stattfinden, sowie sein allmähliches Verschwinden mit dem Ablauf dieser Sekretion, ferner das Verhalten des Kerns während der Lebensprozesse der Zelle, sind die Motive, die uns zur vorhin entwickelten Auffassung zwingen. Es läge außerhalb der Aufgabe der vorliegenden Abhandlung, wollten wir auch die Frage behandeln, wie sich das Chromatin in die Endprodukte der Zellsekretion umwandelt. Ob es einer langsamen chemischen Veränderung anheimfällt, bis es sich in das Endprodukt der Sekretion umwandelt, indem es dabei seine morphologische Form beibehält oder ob es eine Auflösung unter gleichzeitiger vollkommener Umformung seiner chemischen Konstitution erleidet, sei es durch Eingriffe von fermentähnlichen Agenten, sei es auf eine andere Weise, diese Fragen sind für uns von nebensächlicher Bedeutung.

Das zum Haushalt der Zelle nötige Chromatin wird in den Nucleolen gebildet. Funktionell entsprechen sie dem Macronucleus der Ciliateninfusorien, welch letzterer wohl als ein in viele kleine Körnchen zerfallener Nucleolus angesehen werden kann. Ähnlich stehen die Verhältnisse auch bei vielen Drüsenzellen, wo die Zusammenziehung des Chromatins zu einem oder mehreren Nucleolen unterbleibt. Infolgedessen besteht der Kern aus vielen kleinen Chromatinkörnchen, welche gleichmäßig in ihm verteilt sind. Offenbar ist hier der Kern mit seinem gesamten Chromatin mit der Ausarbeitung des zum gesamten Haushalt der Zelle nötigen Chromatins betraut. Es ist merkwürdig, daß sich solche Kerne wie Nucleolen verhalten, indem sie die verschiedensten Formen annehmen können: ich erinnere an die verzweigten Kerne vieler Insekten usw. Vigier (1906 b) hat bereits früher auf die hohe sekretorische Bedeutung der Nucleolen aufmerksam gemacht.

3. Die Lehre vom Dualismus des Zellkerns.

Es war Richard Hertwig, der als erster die Auswanderung des Chromatins aus dem Kern erkannt, und ferner den Begriff der Chromidien geschaffen hat. Darunter verstand er alles im Protoplasma zerstreute Chromatin, welches auch eine verschiedene Form aufweisen kann. Hertwig ist der Ansicht, daß der Kern während der lebhaften Zellfunktion, zu Ungunsten des Protoplasmas ein übermäßiges Wachstum erfährt, wodurch das für das normale Leben der

Zelle nötige Gleichgewicht in der Kernplasmarelation gestört wird. Damit die Zelle vor Untergang bewahrt werde, muß das normale Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma wieder hergestellt werden. was in der Weise geschieht, daß der Kern einen Teil seines Chromatins in das Protoplasma ansstößt. Dieser Anffassung wird der Vorzug zngeschrieben, daß sie die Chromidienbildung ans der physiologischen Tätigkeit der Zelle erklärt.

Andererseits hat aber Schaudinn (1903) für viele Protozoen den Nachweis erbracht, daß der Chromidialapparat in der Fortpflanzung dieser Tiere eine sehr wichtige Rolle spielt, indem aus ihm sich die Kerne der Geschlechtsgeneration bilden. Dadurch war der Begriff des Chromidiums, wie dies bereits von anderer Seite richtig hervorgehoben wurde, ein doppelter geworden. Anf Grund seiner eigenen Untersuchungen nnd auf Grund der Untersnchnngen anderer Forscher hat Schaudinn infolgedessen die Lehre von dem Dnalismns des Zellkerns bei den Protozoen anfgestellt. Danach existieren in jedem Protozoen zweierlei Arten von Chromatin, welche je nach der Fnnktion, die sie im Leben des Organismus zu erfüllen haben, als Trophochromatin nnd Idiochromatin von ihm bezeichnet wurden. Gleichzeitig hat Schaudinn darauf aufmerksam gemacht, daß es Aufgabe der Forschung ist festznstellen, ob nicht auch bei den Metazoenzellen eine Dnplizität des Chromatins vorhanden wäre.

Nachdem Lubosch (1902) bereits früher in seinem schönen zusammenfassenden Referat ebenfalls znr Unterscheidnng von zwei Chromatinarten — von trophochromatischen und idiochromatischen Substanzen — im Kern der Metazoenzellen gekommen war, hat Goldschmidt (1904) ausgehend von der bei *Ascaris* von ihm gewonnenen Anschauung nnabhängig von den anderen Forschern die Lehre von der Doppelwertigkeit des Kerns über das ganze Organismenreich ausgedehnt nnd eine ganze Reihe von chromatischen Gebilden, die im Laufe der Zeit bei lebhaft funktionierenden Zellen beobachtet und als spezifische Strukturen der betreffenden Zellen dargestellt werden, unter dem Begriff „Chromidialapparat“ zusammengezogen und ihnen anf diese Weise eine einheitliche Auffassung gegeben. Dadurch wnrde im Verständnis der Zellhistologie ein gewaltiger Schritt nach vorwärts gemacht. Ähnlich wie Hertwig bezeichnet er alle aus dem Kern herausgetretenen chromatischen Teilchen, die im Protoplasma eine verschiedene Anordnnng und Gestalt annehmen als Chromidialapparat, nur läßt er ihnen im Gegensatz zu Hertwig, der dieses Chromidium als dem Untergang geweiht ansieht, eine große funktionelle Bedentnng zukommen. Die

andere Kernart, d. h. das Idiochromatin enthält nach GOLDSCHMIDT vor allem die Vererbungssubstanzen, außerdem kommt ihm auch die Fähigkeit zu, neue Stoffwechselkerne zu erzeugen.

Die Lehre von der Duplizität des Chromatins findet ihre vollste Bestätigung in der Gruppe der Protozoen, bei welchen oft die beiden Chromatinarten während der ganzen Existenz des Individuums topographisch nicht zusammenfallen und infolgedessen auch zwei verschiedene, morphologisch definierbare Kerne bilden, z. B. Ciliateninfusorien; dasselbe gilt auch für eine große Anzahl von Süßwasserrhizopoden. Bei den übrigen Protozoengruppen kommen, obwohl diese beiden Chromatinarten für gewöhnlich zu einem einzigen Kern vereinigt sind, auch Stadien vor, wo eine vollkommene Trennung derselben stattfindet, welche entweder mit der geschlechtlichen Vermehrung zusammenfällt, oder mehr oder minder lang zuvor (Mastigamöben GOLDSCHMIDT 1907). Diese Trennung ist unserer Meinung nach eben deswegen möglich, weil das trophische Chromatin zu funktionieren aufhört und seine Substanz (sein Chromatin) sich in verschiedene Zellbestandteile umwandelt — meistens Reservenahrung.

Den besten Beweis für die Existenz dieser beiden Chromatinarten geben uns die verschiedenen Species von *Aggregata* und die Gregarinen. Der riesig angewachsene Kern der hier in seinem größten Teil das trophische Chromatin darstellt, löst sich auf, d. h. verwandelt sich in Reservenahrung. Es bleibt nur ein kleiner Teil des Kerns übrig, der das Idiochromatin repräsentiert, und erst nach einer ganzen Reihe von Teilungen wächst die Geschlechtssubstanz (das Idiochromatin) zu einem Quantum heran, das dem Kern vor seiner Auflösung entspricht, ja oft sein Volumen weit überschreitet. Das schönste Beispiel haben wir jedoch bei den männlichen Parasiten von *Aggregata légeri*, wo der herangewachsene Kern beim Beginn der Geschlechtsprozesse nicht aufgelöst wird; das Caryosom bleibt zuerst ebenfalls erhalten. Es differenziert sich zuerst die Geschlechtssubstanz in Form von ziemlich deutlichen Chromosomen, welche sehr rasch sich zu teilen beginnen. Dabei verschwindet allmählich das Caryosom, da es sich in dem Maße auflöst, wie die Vermehrung des Geschlechtschromatins vor sich geht. Hier wird das trophische Chromatin geradezu zu Geschlechtschromatin umgearbeitet. Mit dem Abschluß der Vermehrung des Geschlechtschromatins verschwindet auch das Caryosom; es wird einfach ganz verbraucht. Ähnliche Verhältnisse existieren auch bei manchen Coccidien (*Adelea*, *Caryotropha*, *Eimeria lacazei*). Dort wird das Caryosom an die sich teilenden Geschlechtskerne verteilt, und erst am Schluß der Kern-

teilungen wird es aus den definitiven Spermatidenkerne ausgestoßen.

Am Ende der vegetativen Periode tritt die erste Spindel bei den Gregarinen aus dem großen Kern heraus, der sich nachher rasch auflöst. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der die erste Spindel liefernde Kernteil das Idiochromatin repräsentiert. Der sich auflösende weit größere Kernteil stellt hingegen das Trophochromatin dar.

Genau dieselben Verhältnisse liegen auch im Metazoenei vor, welches, wie bereits früher hervorgehoben wurde, am meisten seine Protozoennatur bewahrt hat.

Das Heranwachsen des Kerns steht während des Wachstums des Eies in Zusammenhang mit der Dotterbildung, wir haben hier ein funktionelles Wachstum des Kerns vor uns. Genau wie bei *Aggregata* ballt sich ein Teil des Chromatins der jungen Spermato- und Ovocyte zu einem Körper, welcher den Nucleolus (bei *Aggregata* das Caryosom) darstellt. Jetzt fängt der Nucleolus an, die von außen aufgenommene Nahrung zu Chromatin umzuarbeiten, infolgedessen nimmt er an Größe zu. Da er seinerseits ständig Chromatin in gelöstem oder in geformtem Zustande abgibt, wächst auch der Kern. Andererseits wandert aber das Chromatin weiter in das Protoplasma über, wo es sich — hier bei den Eiern — in Reservenahrung (Dotter) umwandelt. Und so wächst sowohl das Protoplasma als auch der Kern selbst auf Kosten des Nucleolus resp. der Nucleolen, so daß der Kern zu seinem größten Teil aus trophischem Chromatin besteht, welches in das Protoplasma übertritt, um das Material für die Dotterbildung, resp. für die anderen Zellbestandteile (bei den Spermatiden z. B.) zu liefern. Unmittelbar vor der Bildung der ersten Richtungsspindel löst sich der Nucleolus auf, da seine Rolle bereits ausgespielt ist. Sein Chromatin zusammen mit dem anderen noch in dem Kern vorhandenen Trophochromatin wandert in das Protoplasma über, wo es die letzte Substanz für die Dotterbildung liefert. Das ist die Auflösung des Kerns vor der Bildung der ersten Richtungsspindel. Diese Erscheinung wurde von Siedlecki bei den Coccidien als Epuration nucleaire bezeichnet. Von dem ganzen Kern bleibt ein verschwindend kleiner Bruchteil, der nichts anderes ist als das Chromatin, welches nach der Bildung des Nucleolus in dem Kern der jungen Ovocyte resp. Spermatocyte übrig blieb. Durch die enorme Produktion von trophischem Chromatin war dieses Geschlechtschromatin während des ganzen Eiwachstums in den Hintergrund gestellt, einfach verdeckt. Das trophische

Chromatin wandelt sich in verschiedene Zellbestandteile um; das Geschlechtschromatin wird wieder freigelegt.

Aus dieser Darstellung ist sehr deutlich zu ersehen, daß die Geschlechtszellen der Metazoen bis ins Detail mit den bei den Protozoen existierenden Verhältnissen übereinstimmen.

Die hier entwickelte Auffassung von der Funktion (von der trophischen Natur) der Nucleolen steht in direktem Widerspruch mit den Angaben Carnoy et Lebrun's, Fick's für die Amphibien: Hertwig's, Hartmann's, Günther's für die Echinodermen usw. Diese Autoren lassen nämlich die Chromosomen der ersten Spindel aus den Nucleolen entstehen; folglich müssen letztere als Sitz des Idiochromatins angesehen werden. Manche dieser Autoren glauben ferner, daß die Nucleolen der wachsenden Ovocyten durch die Vereinigung der Chromosomen der letzten Teilung zustande kommen.

Wenn ich trotz diesen Beobachtungen meine Auffassung aufrecht halte, geschieht es aus zwei Gründen: 1. Ich habe selbst bei verschiedenen *Aggregata*-Species viele Bilder gesehen, die auf den ersten Blick die Darstellungen der vorhin erwähnten Forscher zu bestätigen scheinen. Die genauere Beobachtung hat jedoch überall ergeben, daß diese aus dem Caryosom (Nucleolus) heraustretenden chromosomenähnlichen Gebilde mit den Chromosomen der ersten Spindel nichts Gemeinsames haben. 2. Lubosch hat ferner im Gegensatz zu Carnoy et Lebrun und Fick festgestellt, daß beim Beginn des Eiwachstums nicht alles Chromatin des letzten Spirems zur Bildung der Nucleolen verwendet wird, sondern ein Teil erhalten bleibt und in Form eines sich schwach färbenden chromatischen Netzes seine Individualität weiter behält. Es ist wahrscheinlich, daß dieses Chromatin das Material für die Chromosomen der ersten Spindel liefert. Eine Revision dieser Verhältnisse bei den Echinodermen erweist sich daher als notwendig.[1])

[1]) Infolge der hohen prinzipiellen Bedeutung, welche dieser Frage zukommt, habe ich mir bei meinem Aufenthalt in Triest das nötige Material von *Holothuria tubulosa* gesammelt und die Entwicklung der Eier bei diesem Tiere einer Revision unterworfen. Nach meinen vorläufigen Untersuchungen bin ich zu folgenden Resultaten gekommen: Das Spirem, welches nach der letzten, die Ovocyten liefernden Kern- und Zellteilung zustande kommt, bleibt nach der Bildung des Nucleolus auch weiter bestehen und bewahrt längere Zeit seine Selbständigkeit. Erst in dem bedeutend herangewachsenen Kern ist es von dem übrigen, allem Anschein nach aus dem Nucleolus herausgetretenen Chromatin nicht mehr zu unterscheiden. Während des ganzen Ovocytenwachstums ist kein einziges Stadium vorhanden, in welchem alles Chromatin des Kerns in dem Nucleolus allein zusammengezogen wäre. Vielmehr ist außer dem Nucleolus auch anderes Chromatin in größerer

Wie steht nun die Sache mit den somatischen Zellen der Metazoen. Goldschmidt glaubt auch dort die Duplizität des Kerns durchführen zu können. Doch stellen die beiden Kerne in den meisten Fällen morphologisch ein einheitliches Gebilde dar. Nur in den Fällen, wo das Trophochromatin aus dem Kern herauswandert und sich in Form von Chromidien im Protoplasma verteilt, kann die Doppelkernigkeit mit Sicherheit konstatiert werden. Er vergleicht die Chromidien von lebhaft funktionierenden Muskelzellen von *Ascaris*, in dessen somatischen Zellen allerdings nur trophische Kerne existieren, mit den Chromidien (Dotterkern-Mitochondrien usw.) der Metazoengeschlechtszellen und sieht sie als das trophische Chromatin an. Natürlich sind sie aus dem Kern entstanden. Von anderer Seite wurde ihm aber der Einwand entgegengehalten, daß, wenn der Kern nur aus einer Art Chromatin — Trophochromatin — besteht, warum dann z. B. die Muskelzellen bei *Ascaris* Chromatin (Chromidien) ausscheiden. Sie sind, nach unserer Meinung, aus dem letzteren herausgetreten, da sie sich im Protoplasma auflösen müssen, um das für die Funktion der Zelle nötige Material zu liefern. Gleichzeitig mit ihrem Verbrauch bildet sich im Kern neues Chromatin, welches aus demselben herauswandert und neue Chromidien im Protoplasma bildet. Wir haben also genau dieselben Verhältnisse hier, wie bei den Eiern, nur wird in letzteren das Chromidium zur Bildung von Dotter, in den Muskel- und Drüsenzellen hingegen zur Bildung von Muskelsubstanz, Sekretstoffen usw. verwendet. In bezug auf die Duplizität des Zellkerns in den somatischen Zellen der Metazoen sind wir anderer Ansicht als Goldschmidt. Unserer Ansicht nach besteht der Kern der somatischen Zellen nur aus Trophochromatin.

Wir stellen uns das Metazoenindividuum wie einen Bienenstaat vor, in welchem die somatischen Zellen mit den Arbeiterinnen verglichen werden können, welche im Interesse der Allgemeinheit ihre Geschlechtszellen (Geschlechtsdrüsen) verkümmern ließen — sie sind

Menge vorhanden, welches in den meisten Fällen gleichmäßig im Kern verteilt ist. Während des ganzen Eiwachstums findet eine lebhafte Chromatinauswanderung aus dem Kern statt. Der Dotterkern scheint einen ausgewanderten Nucleolus darzustellen. In dem mir zur Verfügung stehenden Material sind leider die Reifungsstadien sehr spärlich. Immerhin gewinne ich aber den Eindruck, daß die Entstehung der Chromosomen der ersten Richtungsspindel unabhängig vom Nucleolus vor sich geht. — Nach einer kürzlich publizierten vorlängen Mitteilung ist auch H. E. Jordan zu ähnlichen Resultaten gekommen: On the Relation between Nucleolus and Chromosomes in the Maturing Oocyte of *Holothuria forbesii*, in Anat. Anz. Bd. 31 p. 39—46 1907. — Bemerkung bei der Korrektur.

steril geworden. Die Geschlechtstätigkeit ist für die Königin reserviert. So steht es auch mit den somatischen Zellen, in welchen das Idiochromatin verkümmert oder besser gesagt vollkommen in Trophochromatin umgewandelt ist. Damit ist die hohe sekretorische (funktionelle) Leistungsfähigkeit der somatischen Zellen zu erklären. Es ist kaum wahrscheinlich daß eine erbungleiche Teilung des Kerns im Sinne Weismann's beim Beginn der Furchung stattfindet, obwohl manche Beobachtungen eigentlich dafür sprechen. Wenn das richtig wäre, müßten die aus einzelnen Blastomeren herangezüchteten Tiere mit Ausnahme eines einzigen ohne Geschlechtsdrüse (steril) sein, was uns sehr unwahrscheinlich erscheint. Wir glauben vielmehr, daß sich im Laufe der Differenzierung das Geschlechtschromatin vollkommen in Trophochromatin umwandelt, und daß rechtzeitig abgelöste Blastomeren sich zu normalen Tieren entwickeln könnten; genau so wie sich Bienenlarven von Arbeiterinnen zu Königinnen mit normal ausgebildeten Geschlechtsorganen entwickeln können, wenn man sie in günstige Lebensbedingungen versetzt.

Die erbungleiche Teilung setzt die Annahme voraus, daß die Metazoen aus solchen einzelligen Tieren entstanden sind, welche, ähnlich wie die Ciliateninfusorieren, einen trophischen und einen Geschlechtskern besaßen. Indem sich jetzt bei der Teilung der eine Kern in die eine, der andere in die andere Tochterzelle begibt, wäre die Differenzierung des Metazoenorganismns angebahnt. Das ist jedoch äußerst nnwahrscheinlich. Es ist vielmehr anzunehmen, daß das Metazoenindividium in der Weise von einer Protozoenkolonie entstanden ist, daß eine Zelle auf Kosten der anderen zu leben anfing, welche letztere ihrerseits verschiedene Spezialisiernngen erfahren haben und so einen engeren Anschlnß aneinander zur Bildung eines ganzen erfahren haben.

Nach diesen Ausführungen ist es hier wohl geboten, von dem gewonnenen Standpunkte ans die von Richard Hertwig formnlierte

4. Lehre von der Kernplasmarelation

zu beleuchten. Sie besagt, daß für jede Zelle ein bestimmtes Größenverhältnis von Kernmasse zur Zellmasse gegeben ist, welche in korrespondierenden Phasen des Zellenlebens eine konstante Größe besitzt; diese kann jedoch Veränderungen erfahren, welche in einer bestimmten Gesetzmäßigkeit zu dem wechselnden Funktionszustande der Zelle steht. Alle Zellfunktionen wnrzeln nach Hertwig in letzter Instanz in der assimilatorischen Tätigkeit der Zelle, welche eine Zunahme der funktionierenden Teile der Zelle — des Proto-

plasma und seiner Anhänge- und Bildungsprodukte — verursacht. Da die Kerne starkfunktionierender Zellen ebenfalls an Größe zunehmen, kann die Funktion der Zelle nicht dadurch bedingt sein, daß Teile vom Kerne an das Protoplasma abgegeben werden, sondern es müssen umgekehrt Teile vom Protoplasma in den Kern übertreten (Hertwig 1905 S. 187). Diese Vergrößerung des Kerns wird als ein funktionelles Wachstum bezeichnet. Solange die assimilatorische Tätigkeit der Zelle zur Vermehrung des die Lebensprozesse leistenden Protoplasma verwendet wird, bleibt das funktionelle Wachstum des Kerns hinter der Größenzunahme der Zelle zurück, wodurch ein Mißverhältnis zwischen Kerngröße und Zellgröße entsteht, welches Hertwig als Kernplasmaspannung bezeichnet.

Wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, beruht die Kernplasmarelation auf der Voraussetzung, daß der Kern auf Kosten des Protoplasmas wächst. Diese Annahme ist, wie im vorhergehenden bewiesen wurde, unzutreffend, da ihr falsche Deutungen über die in der Zelle sich abspielenden Erscheinungen zugrunde liegen. Nicht die Kernsubstanz wächst auf Kosten des Protoplasmas, sondern das Protoplasma ist umgekehrt mit seinen Einschlüssen ein Umwandlungsprodukt des aus dem Kerne herausgetretenen Chromatins.

Zum Beweis seiner Lehre führt Hertwig die Resultate der von Boveri an Seeigeln angestellten Experimenten an. Wenn gleichgroße kernhaltige und kernlose Stücke von Seeigeleiern monosperm befruchtet werden, haben erstere weniger und größere Zellen und Kerne auf korrespondierenden Entwicklungsstadien wie letztere. Ferner hat Gerassimoff an *Spirogyra* festgestellt, daß durch Einwirkung von schädigenden Einflüssen, das eine Teilprodukt leer ausgehen kann, d. h. es bekommt keinen Kern, das andere Teilprodukt erhält hingegen beide Kerne oder einen einzigen von doppelter Masse. Die Folge ist, daß die mit Kernmaterial überreich versehene Zelle zuerst ein starkes Wachstum erfährt, bevor sie eine Teilung eingeht. Dadurch entstehen Spirogyrae, bei denen sowohl die Kerne als auch die Zellkörper bedeutend größer sind als bei den normalen Fäden.

Nach den Untersuchungen von von Wierzbizki erfährt *Frontonia leucas* von einer Teilung zur anderen eine allmähliche Vergrößerung, der Kern vergrößert sich hingegen zunächst sehr wenig; erst nachdem die Teilung bereits eingeleitet ist, findet ein energisches Kernwachstum („das Teilungswachstum“ des Kerns) statt, wodurch die normale Kernplasmarelation hergestellt wird.

Bevor ich in der Vorführnng des weiteren Beweismaterials fortfahre, will ich zu den bereits erwähnten Erscheinnngen einige Bemerkungen machen. Ich brauche kanm zu erwähnen, daß znr Erzengung einer größeren Zelle auch ein größerer Kern notwendig ist, da damit eine lebhaftere Zellfunktion verbnnden ist. Doch hängt die Zellfunktion nicht allein von der Zellgröße ab. Es gibt Zellen (z. B. Drüsenzellen), bei denen eine Rnhepause mit einer angestrengten Zellfunktion abwechselt. Da der Kern dnrch die Produktion des nötigen Sekret- ev. Exkretstoffs am meisten in Anspruch genommen wird, erfährt er während der lebhaften Fnnktion der Zelle eine entsprechende Vergrößerung. Sowie die Zelltätigkeit aufhört, nimmt er an Größe wieder ab.

Hier führe ich einige Messungen aus der bereits mehrfach zitierten Arbeit Launoy's (1903) an, welche sich auf dieselben Zellen, einmal in Ruhe, dann in Tätigkeit, beziehen.

Giftdrüsenzellen von:

	Kernvolum	
	1. in Ruhe	2. in Tätigkeit
Vipera aspis	5—6 μ	7—8 μ
Zamenis viridis	5—6 μ	7 μ
Tropid natrix	5—6 μ	8—9 μ
Triton cristatus	24—30 μ	60 μ

Darans ist zu ersehen, daß der Kern während der Zelltätigkeit bedeutend znnimmt, bei dem letztgenannten Tier wird er im Durchmesser sogar doppelt so groß; sowie die Zelltätigkeit aufhört, geht seine Vergrößerung zurück; mit einer Störung der Kernplasmarelation oder einem Depressionszustande der Zelle findet diese Erscheinung nicht ihre Erklärnng. Nach dieser Feststellung beleuchten wir nnn die Verhältnisse bei *Frontonia*. Von einer Teilung bis zur anderen wächst das Tier langsam heran. Es spielen sich in ihm bestimmte Funktions-(Lebens-)Prozesse ab, die vom Kern verrichtet werden. Die Intensität derselben bleibt ziemlich gleich, oder sie erfährt mit dem Wachstum des Tieres eine kleine Vergrößerung, die sich auch in dem schwachen Wachstnm des Kerns kundgibt. Nun wissen wir aber, daß bei der Teilung der Ciliateninfusorien manche Organe (Mund, teilweise Cilien usw.) verloren gehen und neu gebildet werden müssen; ebenfalls ist die Bildung von einer bestimmten Menge nener Pelicula notwendig. Ferner ist mit der Teilung selbst eine mechanische Leistung verbunden; für alle diese Sachen mnß der Kern das nötige Chromatin schaffen; er muß deswegen anch die nötige Vergrößerung erfahren. Wir können

also die *Frontonia* während der Teilung mit einer z. B. Drüsenzelle während der Sekretion vergleichen. Nun ist die Teilung vorüber; die Funktionsprozesse sind nicht mehr so lebhaft; der Kern erfährt wie in einer Drüsenzelle nach der Sekretion eine Verkleinerung. Es besteht also der Zweck der mit dem Einsetzen der Teilung stattfindenden Kernvergrößerung nicht darin, die Herstellung der normalen Kernplasmarelation zu bewirken, sondern der gesteigerten lebhaften Funktion (assimilatorische Fnnktion) des Tieres gerecht werden zu können. Unserer Ansicht nach ist dies die einzige nngezwungene, natürliche Erklärung.

Für die Beobachtungen von Boveri und Gerassimoff kann ich keine bessere Erklärung geben, doch bin ich aber auch der Überzeugung, daß die Deutnng Hertwig's nnzutreffend ist, oder aber zum mindesten, daß die Tragweite dieser Erscheinungen weit überschätzt wird, wie dies im folgenden dargelegt wird.

Zugunsten der Kernplasmarelation werden auch die Erscheinungen herangezogen, welche sich an unausgesetzter Fütterung unterworfenen Protozoen einstellen. Wenn man Actinosphärien, Paramäcien oder andere Protozoen einer andauernden, reichlichen Fütterung unterwirft, so wächst die Kernmasse im Laufe mehrerer Wochen auf Kosten des Protoplasmas in übermäßiger Weise. Die Erklärung dieser Erscheinung ist nach Hertwig darin zu suchen, daß die nach jeder Teilung erfolgende Reduktion der Kernmasse ungenügend ausfällt. Andererseits führt aber die Kernzunahme zur Vergrößerung der Teilungsgröße, wodurch Riesentiere entstehen können. Diese Voraussetzung, der Kern wachse auf Kosten des Plasmas, ist nach unserer Meinung unzutreffend. Man muß außerdem immer in Betracht ziehen, daß alle diese Züchtungen unter für die Tiere äußerst ungünstigen Verhältnissen stattfinden; die einförmige Nahrung, die schädlichen Gase, die sich in der Kultur entwickeln; dann die andauernde überstarke Assimilation können von den Tieren nicht leicht vertragen werden und es stellen sich infolgedessen krankhafte Erscheinungen ein. Gerade das starke Anwachsen des Kerns ist wahrscheinlich als pathologisch zu erklären. Er ist das Organ, wo sich die lebhafteste vegetative Tätigkeit entfaltet; es ist infolgedessen auch zu erwarten, daß sich an ihm am ehesten die krankhaften Erscheinungen einstellen. Ferner ist zu berücksichtigen daß infolge der äußerst günstigen Nahrungsbedingungen der Kern viel mehr Chromatin produziert, als die Zelle für ihren Haushalt notwendig hat. Die Folge davon ist, daß ein großer Teil desselben im Kerne unverbraucht bleibt, wodurch das Anwachsen des letzteren

verursacht wird. Daß hier eine Überproduktion an Chromatin vorliegt, geht auch daraus hervor, daß die Tiere von Zeit zu Zeit d. h. wenn sich ein Überschuß an Chromatin bildet, die Nahrung verweigern, bis der Vorrat verbraucht wird. Doch haben wir es hier immer mit pathologischen Bildern zu tun, die sich durch die bräunliche Verfärbung eines Teils des Chromatins oder auf eine andere Weise kundgeben. Es ist eben bei allen diesen Experimenten, bei der Ziehung von Schlußfolgerungen von einer so weitgehenden Tragweite, große Vorsicht geboten.

Es wird angenommen, daß der Kern auf Kosten des Protoplasmas wächst, indem ein Teil des mit dem letzteren innig verbundenen Chromatins sich abspaltet und in den Kern einwandert, wodurch die Kernplasmarelation gestört wird. Die Folge davon ist, daß sich ein Mißverhältnis zuungunsten des Protoplasmas herausbildet, welches, je lebhafter die Zellfunktion ist, desto schärfer hervortritt. Für die normale Funktion der Zelle muß dieses Mißverhältnis wieder rückgängig gemacht werden, was auf verschiedene Weise geschehen kann. Entweder tritt das überschüssige Chromatin aus dem Kern heraus, indem es gleichzeitig eine Zersetzung in bräunliche Körnchen erfährt, oder es wird die Norm des Massenverhältnisses durch das entsprechende Anwachsen des Protoplasmas hergestellt. In anderen Fällen ist eine weitere Möglichkeit zur Herstellung des normalen Kernplasmaverhältnisses auch in der Befruchtung und nach folgenden Teilungen gegeben. Es wurde diese Lehre von ihrem Begründer und anderen Forschern als Ausgangspunkt benützt, von dem aus versucht wurde, eine ganze Reihe von Erscheinungen in der Cytologie zu erklären. Deswegen glaube ich, daß der beste Weg zur Eruierung des Wertes der Kernplasmarelation der ist, zu verfolgen, inwieweit diese Betrachtungsweise geglückt ist.

Für die wachsenden Ovocyten und Spermatocyten wird angenommen, daß sie in ihrer Jugend einen Anlauf zur Teilung nehmen, welche jedoch unterdrückt wird. Es wird die Kernplasmaspannung ausgeglichen, ohne daß es zur Teilung kommt. Es muß deshalb durch ein erneuertes Wachstum der Zelle der zur späteren Teilung der Zelle nötige Grad der Kernplasmaspannung neu erzielt werden. Obwohl der Beweis für diese Behauptung vollkommen aussteht, wollen wir annehmen, daß sie richtig ist. Es bleibt dann immer noch zu entscheiden: ist das Eiwachstum resp. Spermatocytenwachstum eine Folge der unterdrückten Kernteilung, oder umgekehrt: mußte die Kernteilung unterdrückt werden, damit das Eiwachstum einsetzen kann? Jedenfalls müssen wir uns, wenn wir der Kernplasmarelation

eine so große Bedeutung beimessen, für das erstere entscheiden. Im Laufe des Wachstums wächst das Protoplasma stärker als der Kern, infolgedessen wird wieder eine Kernplasmaspannung eintreten müssen, d. h. sowohl der Ei- als auch der Spermatocytenkern müssen zu wenig Chromatin in sich enthalten. Das ist jedoch durchaus nicht der Fall; der Kern des wachsenden Eies gibt eine große Menge von Chromatin, 1. als Dotter- oder Nebenkern, 2. bei der Bildung der ersten Richtungsspindel ab, bei welch letzterer nur ein verschwindend kleiner Teil des Kerns verwendet wird; der allergrößte Teil wird im Plasma aufgelöst. Nach der Lehre von der Kernplasmarelation wäre das einfach überschüssiges Chromatin. Nach derselben Lehre kann dies aber unmöglich stimmen, denn sie besagt ferner, daß die Furchung des Metazoeneies eine Folge des Mißverhältnisses von Kern und Protoplasma ist, welches in dem sich furchenden Ei existiert, und daß die Furchung erst dann anfhört, wenn die Kernplasmaspannung ausgeglichen ist. Hier müssen wir also die teleologische Denkweise einschlagen und sagen: das auswandernde Chromatin ist ja gar kein überschüssiges Chromatin; nur muß es in Anbetracht der späteren Furchung aus dem Kern auswandern, damit die erforderliche Kernplasmaspannung erzielt wird. Dann trifft andererseits aber die Behauptung nicht zu — wenigstens für die Eier nicht, — daß die assimilatorische Tätigkeit der Zelle zur Vergrößerung der Zelle selbst, d. h. zur Vermehrung des die Lebensprozesse leistenden Protoplasma verwendet wird und daß die Vergrößerung des Kerns zurückbleibt. Dadurch eben soll die Kernplasmaspannung entstehen, welche ihrerseits Ausgangspunkt von Teilungserscheinungen wird.

Dasselbe gilt auch für die Spermatocyten, deren Wachstum ebenfalls die Folge einer unterdrückten Kernteilung sein soll. Am Ende des Wachstums gibt der Kern eine große Menge von Chromatin (Mitochondrien) ab, das nach derselben Lehre überschüssiges Chromatin darstellt. Nun folgen aber unmittelbar darauf zwei Kern- und Zellteilungen, deren Zweck doch die Ausgleichung der Kernplasmaspannung ist. Zur Erklärung dieser Erscheinungen läßt uns also die Kernplasmarelation vollkommen im Stich.

Nun ziehen wir noch einige Fälle aus den in verschiedenen Geweben parasitierenden Protozoen heran. Ich nehme als Beispiel *Aggregata.*

Die eine Hälfte der Entwicklung — die Schizogonie — spielt sich nach Léger und Duboscq (1907) folgendermaßen in der Darmwand der verschiedenen Krabben ab. Der junge Sporozoit fängt

rasch zu wachsen an, indem sowohl das Protoplasma als auch der Kern sich stark vergrößern. Am Ende des Wachstums nimmt der Kern zuerst eine amöboide Form an und erfährt eine Umbildung, indem er weitaus den größten Teil des Chromatins dem Plasma abgibt. Dadurch entsteht ein viel kleinerer Kern, welcher direkt die erste Spindel zu bilden berufen ist. Es beginnen jetzt eine Reihe von Teilungen, wodurch Hunderte von Kernen entstehen. Es ist noch hervorzuheben, daß diesen Kernteilungen vorerst keine Plasmateilungen folgen.

Die zweite Hälfte der Entwicklung — die geschlechtliche Vermehrung — ist im großen und ganzen eine Wiederholung der Schizogonie. Auch hier wächst der junge Merozoit zu einem erwachsenen Tiere heran, wobei der Kern ebenso stark an Größe zunimmt wie das Protoplasma, so daß er bei manchen Arten die Hälfte des ganzen Parasiten ausmacht. Nun löst sich dieser Riesenkern fast vollkommen auf. Nur ein winziger Teil von ihm bleibt noch übrig, der die erste Spindel liefert. Diese erste Spindel liefert nun durch eine Anzahl rasch hintereinander verlaufender Teilungen eine Menge von Kernen, deren Gesamtvolumen etwa der Größe des aufgelösten Kerns gleich ist. Eine Erklärung für diese Erscheinung kann uns die Lehre von der Kernplasmarelation nicht geben, vielmehr steht sie in Widerspruch mit ihr. Dieselbe Erscheinung haben wir bei allen Gregarinen. Bei den Coccidien existieren fast dieselben Verhältnisse, nur mit dem Unterschiede, daß der stark reduzierte Kern zuerst eine Amphimixis eingeht, d. h. der Parasit eine Befruchtung erfährt und erst dann die Kernteilung einsetzt. Es herrschen also hier dieselben Verhältnisse wie im Metazoenei, infolgedessen haben die vorhin über diese Zellen gemachten Bemerkungen auch hier ihre Anwendung.

Bei den Mastigamöben ist ferner das „überschüssige“ Chromatin eine wichtige Rolle zu spielen berufen, indem es die Geschlechtskerne bildet. Die Erklärung dieser Erscheinung ist nicht schwer zu finden. Während der vegetativen Tätigkeit sind das Tropho- und Idiochromatin zu einem einheitlichen Kern vereinigt. Sobald die günstigen Bedingungen geschaffen werden, tritt das Idiochromatin zur geschlechtlichen Fortpflanzung in das Protoplasma über, um dort durch eine Art Wucherung ins mehrfache heranzuwachsen und schließlich die Geschlechtskerne zu bilden. Der trophische Kern bleibt aber weiter erhalten, da er die Lokomotion zu verrichten hat.

Es ist ferner nach dieser Lehre unerklärlich, warum in einer Drüsenzelle z. B. der Kern während der Sekretionstätigkeit so stark

zunimmt und eine große Menge von Chromatin aus sich auswandern läßt, um mit dem Eintreten der Ruhepause wieder abzunehmen; denn vorausgesetzt, daß die Lehre von der Kernplasmarelation richtig wäre, so müßte der Kern während der Sekretion sehr stark anwachsen und erst mit dem Eintreten der Ruhepause das überschüssige Chromatin ausstoßen. Wir können noch mehr Beispiele anführen, welche durch die Kernplasmarelation ihre Erklärung nicht finden können. Diese Erscheinungen werden uns jedoch klar, sowie wir annehmen, daß die Größe und die Struktur des Kerns in der Weise in engster Beziehung zu der Zellfunktion stehen, daß der Kern mit der Ausarbeitung des Chromatins betraut ist, welches für die verschiedenen Zelldifferenzierungen notwendig ist.

Bis zu einem gewissen Grade bleibt eigentlich die Richtigkeit der Kernplasmarelationslehre bestehen. Da die Größe des Kerns in Zusammenhang mit seiner Funktion steht, da andererseits aber das Volumen des Protoplasmas (Zelleib) von der Menge der in ihm zur Differenzierung kommenden Gebilde abhängt, so ist dadurch die Kernplasmarelation gegeben. Doch müssen wir uns bei der Verwertung dieser Erscheinung darüber klar werden, daß ein Wechselverhältnis nur zwischen Trophochromatin — wenn man will somatischem Kern- und Protoplasma besteht. Der Kernplasmarelation kommt jedoch eine viel bescheidenere Rolle zu, als ihr die Theorie zuschreibt.

Die Größe des Kerns hängt nicht allein von der Menge des Trophochromatin ab, das produziert werden muß, sondern auch von den Bedingungen, unter welchen dieses ausgearbeitet wird. In erster Linie kommt hier die Nahrungszufuhr d. h. es kommen die Stoffe in Betracht, welche der Nucleolus resp. der Kern umzuarbeiten hat; ferner die Schnelligkeit der Funktion. Das gewaltige Anwachsen des Caryosoms bei *Aggregata légeri*, sowie dessen Struktur werden sofort verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß das ganze Wachstum des großen Parasiten innerhalb 7—8 Wochen sich abspielt. Dasselbe gilt auch für die Eier und Spermatidenmutterzellen der Metazoen. Leicht verständlich ist die komplizierte Struktur des Amphibienkeimbläschens einerseits und des einfach gebauten Keimbläschens von *Petromyzon* andererseits, wenn man in Betracht zieht, daß das viel größere Amphibienei in 4—5 mal kürzerer Zeit gebildet wird, als das Petromyzontenei; daraus ist zu erschließen, daß der Kernplasmarelation bei den verschiedenen Zellarten ein sehr großer Spielraum gegeben ist. Wir bekommen oft Riesenzellen mit relativ sehr kleinem Kern und umgekehrt kleine Zellen, deren Kern verhältnismäßig sehr groß ist.

Meine Arbeit war bereits abgeschlossen und teilweise im Druck, als ich die Abhandlung Popoff's (1907b) zu Gesicht bekam. Daher will ich hier nur einige kritische Bemerkungen über dieselbe einschalten.

Bei seinen experimentellen Untersuchungen über Ciliateninfusorien ist Popoff zum Resultate gekommen, daß im Leben dieser Tiere Perioden lebhafter Funktion (starker Vermehrung) mit Depressionszuständen des Tieres abwechseln, bei welchen letzteren die Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation und Teilung zum Stillstand kommen. Die sich in Depression befindenden Tiere (*Stylonichia mytilus*) zeigen auffallende Veränderungen am Kernapparat. Der Macronucleus nimmt enorm an Größe zu und verliert seine regelmäßige Gestalt, indem er eine lappige Form annimmt. Andererseits stellen sich auch am übrigen Körper des Tieres weitgehende Veränderungen ein. Die Körpergröße nimmt beträchtlich ab, die Körperform wird unregelmäßig, außerdem werden die Schwanzborsten abgeworfen. Im Laufe der Kultur werden die Depressionen immer stärker und führen zur völligen Erschöpfung und zum Aussterben der Kultur. Nach jeder Depression erholen sich die Tiere für gewöhnlich wieder, indem ein Teil des Kernes resorbiert wird. Die Resorption wird durch die Zerstückelung des Kerns oder durch eine direkte Chromatinausstoßung aus demselben in das umliegende Protoplasma erleichtert. Der Trieb der Konjugation tritt nur während Perioden starker Depressionen ein.

Diese Erscheinungen glaubt der Autor am besten durch die Kernplasmarelationslehre Hertwig's erklären zu können. Unsere Ansicht über diese Lehre haben wir in dem vorhergehenden Kapitel dargelegt, daher verweisen wir auf die dort gemachten Ausführungen.

Wie schwach aber der Boden ist, worauf die Auffassung Popoff's über die Ursache der Depressionszustände der Zelle basiert, geht aus der folgenden Ausführung hervor, welche er zugunsten seiner These anführt; diese Stelle erlaube ich mir wörtlich zu citieren. Popoff hat sie von Hertwig entlehnt, um die Richtigkeit seiner These zu beweisen: „Während der ersten Periode, welche von einer Teilung bis unmittelbar zu der nächstdarauffolgenden Teilung sich erstreckt, wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam. Es kommt schließlich zu einem großen Mißverhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße, das Hertwig Kernplasmaspannung nannte. Die Zelle kommt dadurch in einen abnormen Zustand. Die Regulierung des Kernwachstums ist nicht mehr

möglich und der Kern beginnt auf einmal sehr stark auf Kosten des Protoplasmas zu wachsen, d. i. der Kern tritt in das Teilungswachstum ein, er wächst anf das Doppelte seiner ursprünglichen Größe heran. Dieser abnorme Znstand der Zelle wird durch die Teilung beseitigt. Die leztere ist sodann als ein Regulationsprozeß zu betrachten. Die nicht absolnte Exaktheit des Teilungsprozesses bei der Zweiteilung des Kerns, noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kerns infolge eines andanernden Funktionierens führt schließlich zn solchen Störungen in dem Verhältnis zwischen der Kernplasmagröße, daß eine Teilung der Zelle unmöglich gemacht wird. Infolge des übermäßigen Anwachsens des Kerns werden die Funktionen der Zelle zum Stillstand gebracht." [1])

Bei der Besprechnng der Verhältnisse bei *Frontonia* (S. 177) haben wir bereits zu mancher dieser Behauptungen Stellung genommen; daher brauchen wir nicht noch einmal daranf zu kommen.

In der kurzen soeben angeführten Stelle aus der Arbeit Popoff's sind zur Erklärung des Depressionszustandes der Zelle nicht weniger als 10 Hypothesen [1]) zn Hilfe genommen. Doch ist nicht einmal sogar diese lange Kette von Hypothesen ausreichend, um eine zufriedenstellende Erklärung dieser Erscheinung zn geben. Nach der Lehre Hertwig's kommt die Kernplasmaspannnng dadurch zustande, daß der Kern während der funktionellen Tätigkeit viel langsamer wächst als das Protoplasma selbst. Die Ursache des geradezn riesenhaften Anwachseus des Kerns während des Depressionszustandes der Zelle, ist aber nicht die Zellfunktion selbst, sondern die Unfähigkeit der Zelle bei der Vermehrung eine exakte Teilung durchzuführen. Es ist doch merkwürdig, daß die Zelle eine ganze Reihe schwieriger physiologischer Probleme zu lösen imstande war und nnr die absolute Exaktheit der Teilnngsprozesse mißlungen ist, ein Problem, das so schwerwiegende Folgen nach sich zieht. Ferner glaube ich in den folgenden Annahmen einen sehr schwerwiegenden Widerspruch erblicken zu müssen. Es heißt zuerst: „Während der ersten Periode, welche von einer Teilung bis unmittelbar zu der nächstdarauffolgenden Teilung sich erstreckt (also während der vegetativen Tätigkeit. Bemerkung von mir), wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam." Dann einige Zeilen

[1]) Ich habe mir erlaubt, die Anfangsworte jeder Hypothese gesperrt zu setzen.

weiter heißt es aber: .... „noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kerns infolge eines andauernden Funktionierens führt schließlich zu solchen Störungen in dem Verhältnis der Kernplasmagröße.“ (l. c. S. 61).

Nach unserer Meinung lassen sich diese hypertrophischen Erscheinungen des Kerns durch die Annahme erklären, daß wir es hier mit pathologischen Erscheinungen des Kerns zu tun haben, welche sich infolge der ungeeigneten Lebensbedingungen des Tieres während der künstlichen Züchtung einstellen.

Nach Popoff ist für die sich in Depression befindenden Zellen der gelappte Kern charakteristisch. Er glaubt, daß auch in den Zellen der Metazoen Funktionszustände mit Zuständen starker Depression abwechseln. Die in den Geschlechtszellen in verschiedenen Zeitabständen der Vermehrungsperiode oft beobachteten gelappten Kerne glaubt er zugunsten seiner Ansicht heranziehen zu können. Ich weiß nicht, ob man pathologische Erscheinungen der Zelle aus einer Tiergruppe zur Erklärung normal verlaufender Geschehnisse anderer Gruppen auf eine solche Weise heranziehen kann. Wenn wir zulassen, daß das von Popoff festgestellte klinische Merkmal — gelappter Kern — für die sich in Depression befindenden Zellen richtig und überall zutreffend ist, so müßten wir die ganze Sekretionstätigkeit vieler Epithelzellen als eine Folge von krankhaften Erscheinungen erklären. Ich erinnere nur an die Drüsen- und Darmepithelzellen vieler Insekten, welche sich durch einen gelappten Kern auszeichnen. In diesen Fällen ist der Kern während der ganzen Existenz der Zelle gelappt. In der Periode der stärksten Sekretion weisen erstere die größten Auswüchse und Einfaltungen, sind also am stärksten gelappt. Es ist noch zu bemerken, daß die lebhafteste Chromatinauswanderung aus dem Kern mit diesem Zustande der Zelle zusammenfällt. Ich erinnere ferner auf die bereits citierten Untersuchungen von Klaatsch, besonders aber von Marshall und Vorhies (S. 167). Es wäre zu gewagt, wollten wir die sekretorische resp. die funktionelle Tätigkeit dieser und anderer Zellen auf krankhafte (Depressions)Zustände derselben zurückführen. Vielmehr sind wir durch diese Erscheinungen zu der Annahme gezwungen, daß der gelappte Kern auf einen Funktionszustand der Zelle hindeutet. Für die Protozoen (*Stylonichia* etc.) glaube ich den gelappten Kern ebenfalls als Ausdruck verstärkter Funktion deuten zu müssen, die eine Folge anormaler (pathologischer) Erscheinungen ist.

Das Wachstum der Metazoeneier und Spermatocyten führt Popoff ebenfalls auf Depressionszustände zurück, wobei er die Chro-

matinauswanderung aus den Kernen mit den Depressionszuständen zusammenfallen läßt. Unsere Auffassung über die Bedeutung dieses Chromatins haben wir in einem früheren Kapitel anseinander gelegt, daher verweisen wir auf diese Ausführnngen.

Wenn die Annahme Popoff's richtig wäre, daß die Eizelle während ihres Wachstums eine ganze Reihe von Krisen durchzumachen hat, so ist es unbegreiflich, wie sie in einem Falle, z. B. beim Menschen, nnr bis zu 20 μ, bei einem Vogel hingegen bis zu mehreren cm oder bei einem Haifisch gar bis zu 2 Dezimeter im Durchmesser heranwachsen kann. Daß das Ei es im ersteren Falle nur bis zu einer Größe von 20 μ bringt, daran sind nicht die in der Zelle wiederkehrenden Depressionszustände schuld, sondern der hochgradige Parasitismus, den der Mensch während des ganzen Embryonallebens führt und infolgedessen er Reservenahrung in Form von Dotter nicht notwendig hat. Andererseits können wir von vornherein behaupten, daß zur Beschaffung des erwähnten Haifischeies nnr eine gesunde, kräftige Zelle notwendig ist, bei welcher die physiologischen Prozesse während des ganzen Wachstnms normal verlaufen. Wollten wir in allen Chromatinanswanderungen ans den Kernen Anzeichen von Depressionszuständen der Zelle erblicken, so müßten wir in der Physiologie des ganzen Organismenreiches das Prinzip des Krankhaften inangurieren. Zu einer solchen geradezu widersinnigen Annahme haben wir vor der Hand keinen Grund. Es sind noch andere Erklärungsweisen vorhanden, die die Physiologie der Zelle auf normale Geschehnisse zurückzuführen imstande sind.

5. Ungeschlechtliche Vermehrung. Parthenogenesis und Befruchtung.

Bei den Protozoen findet eine Vermehrung durch Zweiteilung statt, indem sich der Körper für gewöhnlich in zwei Stücke abschnürt; diese Vermehrungsweise wird als ungeschlechtliche Fortpflanzung oder als Antogonie bezeichnet. Bei den Metazoen findet ebenfalls eine ungeschlechtliche Fortpflanzung statt, indem sich das Tier in zwei gleiche oder an Größe differierende Stücke teilt. Man hat diese Vermehrungsart der Metazoen als eine direkte Vererbung von den Protozoen angesehen. Hertwig (1905) hat jedoch vollkommen richtig darauf aufmerksam gemacht, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen nichts mit der Teilung der Protozoen zu tun hat, daß sie vielmehr eine Errungenschaft erst in der Gruppe der Metazoen ist. Bei den Protozoen wird erst nach

einer Anzahl von ungeschlechtlichen Generationen die Zweiteilung durch die geschlechtliche Vermehrung abgelöst, bei welcher eine dauernde Vereinigung zweier Individuen zur Bildung eines neuen Organismus sich vollzieht, oder es findet eine vorübergehende Vereinigung von zwei Tieren statt, bei welcher ein wechselseitiger Kernaustausch sich abspielt. Diese Vermehrungsart wird von Hertwig als *amphigene* Vermehrung bezeichnet. Bei den Metazoen findet ebenfalls eine dauernde Vereinigung von zwei Zellen zur Bildung eines neuen Organismus statt. Diese Vermehrungsart betrachtet Hertwig sehr richtig als eine Vererbung von den Protozoen. Man hat ferner noch die *parthenogenetische* Fortpflanzung zu unterscheiden, bei welcher die Eizelle vieler Metazoen ohne vorherige Vereinigung mit der männlichen Zelle — mit dem Spermatiden zur Entwicklung schreitet und ein neues Tier bildet; diese Vermehrungsart wurde von vielen Forschern als ein Vermittlungsglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung angesehen, von anderen direkt zu der ersteren gestellt, als man über die sich bei ihr abspielenden feineren Vorgänge mehr unterrichtet war; andererseits wurde sie kürzlich von Hertwig wieder zu der autogonen Fortpflanzung gestellt.

Da wir auf dem Standpunkt stehen, daß wir in den Geschlechtszellen der Metazoen jene Gebilde zu erblicken haben, die mehr oder minder vollkommen ihre Protozoennatur bewahrt haben, sind wir auch der Ansicht, daß alle grundlegenden, das Leben der einzelligen Tiere bestimmenden Prozesse in ihnen zu suchen sind; daher werden die Momente, welche die geschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen diktieren, auch für die Metazoen ihre Geltung haben.

Eine ungeschlechtliche Vermehrung bei den Metazoen, welche derjenigen der Protozoen entspricht; haben wir in allen Zellteilungen zu erblicken, welche die Urgeschlechtszelle bis zur Bildung der Oocyten und Spermatidenmutterzelle durchmacht. Überall wird diese mehr oder minder langdauernde Zweiteilung (ungeschlechtliche Vermehrung) mit der Befruchtung abgeschlossen.

Man hat die Befruchtung als eine Art von Vermehrung angesehen, da ihr bei den meisten Organismen eine Menge von Teilungen folgen wird. Andere Forscher haben in der Befruchtung eine Art von Verjüngung des Organismus erblickt. Sie hat die Aufgabe, die durch fortgesetzte Teilung herabgesetzte Lebensenergie aufzufrischen, ähnlich wie man eine Uhr durch das Aufziehen von neuem in Gang setzt. An der Hand einer ganzen Menge von Tatsachen hat Hertwig den Beweis zu bringen gesucht, daß Befruchtung und Ver-

mehrung nicht gleichbedeutend sind, daß die Befruchtung mit der Vermehrung nichts zu tun hat. Sie hat vielmehr die Aufgabe, die Lebensprozesse zu regulieren und zu hemmen, damit nicht der Organismus durch übermäßige Vermehrung und übermäßige funktionelle Tätigkeit dem Untergang geweiht wird. Bei seinen Betrachtungen geht Hertwig von der Vorstellung aus, welche er sich über die Wechselbeziehung zwischen Kern und Protoplasma gebildet hat. Da der Kern bei der übermäßigen Zellfunktion sehr stark auf Kosten des Protoplasmas wächst, bildet sich ein Mißverhältnis zu ungunsten des letzteren aus. Damit aber der Organismus nicht in seiner Funktion gestört wird, muß die normale Kernplasmarelation wieder hergestellt werden, indem ein Teil vom Chromatin aus dem Kern austritt. Da auch bei der Befruchtung eine starke Reduktion des Chromatins stattfindet, so erblickt Hertwig auch in dieser Erscheinung regulatorische Vorgänge, welche ein bestimmtes Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma aufrecht erhalten dürften. Da die Reduktion der Chromatinmasse, der Masse der Kernsubstanz bei den Befruchtungsprozessen für eine sehr große Anzahl von Fällen beschrieben wird, dürfte sie eine allen Befruchtungsvorgängen zukommende Erscheinung sein, deren Zweck ist, ein Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma aufrecht zu erhalten. Daher dürfte sich die Reduktion der Kernmasse bei der Befruchtung an die regulatorischen Vorgänge anschließen, welche während des Lebens der Protozoen zu beobachten sind. Doch ist sie nach Hertwig nur eine Begleiterscheinung der Befruchtung, macht dagegen nicht das Wesentliche derselben aus. Er erblickt das Wesentliche der Befruchtung in der Vereinigung zweier Kerne, welche von verschiedenen Zellen stammen und daher individuelle Unterschiede erkennen lassen.

Es ist nun möglich, die bei der Befruchtung zustande kommende Vereinigung verschieden gearteter Kerne als einen Prozeß sich vorzustellen, der in ähnlichem Sinne regulatorisch wirkt, wie die besprochenen Vorgänge der Kernreduktion. Da es für die Integrität des Zellenlebens von Wichtigkeit ist, ein bestimmtes Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma aufrecht zu erhalten, so wird diese Aufgabe viel besser durch Einrichtungen gelöst, welche Störungen verhindern, als durch Einrichtungen, welche eingetretene Störungen ausgleichen. Daher könnte die Aufgabe der Befruchtung darin bestehen, durch die Einführung eines fremden Zellkerns eine Abschwächung der Lebensprozesse und Verringerung der Teilungsfähigkeit herbeizuführen. Dadurch wird ein übermäßiges Anwachsen der Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma und damit

auch eine übermäßige Zunahme der Kernsubstanz auf längere Zeit hinaus verhindert.

Zur Bestätigung dieser Ansicht führt HERTWIG eine ganze Reihe von Fällen an, wo der Befruchtung nicht Teilungen (Vermehrung) folgen, sondern die Teilungsfähigkeit der Tiere durch Befruchtung stark abgeschwächt (*Paramaecium* etc.) wird; sehr oft tritt auch eine lange Ruhepause ein, indem sich die Tiere encystieren und unter Umständen monatelang in diesem latenten Zustande verharren. (*Actinosphaerium*, viele Algen etc.).

Es war das große Verdienst HERTWIG's, gezeigt zu haben, daß die Befruchtung mit der Vermehrung nichts zu tun hat. Doch scheint es mir, daß er diesem vollkommen richtigen Gedanken untreu geworden ist, indem er annimmt, daß die Befruchtung die Anfgabe hat, die Teilungsfähigkeit und die Lebensprozesse der Zelle (des Organismus) herabzusetzen, damit sie vor übermäßiger Anstrengung bewahrt wird. Dadurch ist die Befruchtung wieder mit der Vermehrung verquickt, nur mit dem Unterschiede, daß sie hemmt, anstatt zu begünstigen.

Diese neue Annahme HERTWIG's ist, nach unserer Meinung, übrigens auch unrichtig. Wenn sie zu ihren Gunsten eine Menge von Beobachtungen bringen kann, so sind eine noch größere Menge von Tatsachen vorhanden, die ihr direkt widersprechen. Abgesehen von den Metazoen, wo die der Befruchtung folgenden Teilungen (Furchung) als Ausdruck einer Entwicklungserregung aufgefaßt werden können, haben wir gerade bei den Protozoen — wie HERTWIG selbst hervorhebt — eine ganze Anzahl von Fällen, wo die Befruchtung mit einer sehr gesteigerten Vermehrung verbunden ist (Gregarinen, Coccidien, Flagellaten — *Trichomastix* — etc.). Ferner ist die Befruchtung nicht immer eine Folge einer lebhaften Funktion und Teilung (*Opalina* NERESHEIMER 1907). Aus dem Metazoenreich kann man ebenfalls keine Erscheinungen zugunsten dieses Gedankens anführen. Denn nur Zellen gehen eine Befruchtung ein, welche sich an den Lebensprozessen des Organismus sehr wenig beteiligt haben. Wenn die Annahme richtig wäre, daß die Befruchtung die Aufgabe hat, die Zelle vor dem Untergang durch eine überstarke Funktion zu bewahren, so müßte man eigentlich erwarten, daß eben solche Zellen, welche am meisten sich funktionell betätigen, eine Befruchtung eingehen. Außerdem kennen wir Fälle, bei welchen der Organismus noch in seinem embryonalen Zustande geschlechtsreif wird (Männchen von *Dinophilus*). Infolgedessen hat der Organismus eine äußerst geringe funktionelle Anstrengung zu verzeichnen.

Es muß noch in Betracht gezogen werden, daß die Befruchtung der Metazoen eine von den Protozoen vererbte Erscheinung ist, deren Ursachen wir nicht in den somatischen, sondern in den Geschlechtszellen selbst zu suchen haben.

Wir sehen daher, daß diese Theorie nicht allen Erscheinungen gerecht wird, ohne zu Hilfshypothesen zu greifen. Dagegen halten wir Hertwig's Behauptung in seiner ursprünglichen Fassung für viel besser fundiert, derzufolge die Befruchtung nichts mit der Vermehrung zu tun hat; d. h. die Befruchtung beschleunigt nicht die Lebensprozesse und die Teilung. Es muß nur noch hinzugefügt werden, daß der Zweck derselben ebenfalls nicht darin besteht, diese Prozesse hintanzuhalten. Es entsteht nun die Frage, worin besteht dann das Wesen der Befruchtung, wenn sie mit der Vermehrung nichts zu tun hat?

Am besten kann diese Frage beantwortet werden, wenn man die bei der Befruchtung abspielenden Erscheinungen im Auge behält und sich über ihre Natur Klarheit verschafft. Ähnlich wie die anderen Forscher erblickt Hertwig das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung zweier Geschlechtskerne zur Bildung eines neuen Organismus (die Amphimixis nach Weismann). Ich glaube, daß man hier mehr auf die äußere Seite (auf die Amphimixis) des Phänomens achtet. Doch kann diese Amphimixis nicht um ihrer selbst willen geschehen. Sie muß einen Zweck haben, der das Primäre der Erscheinung darstellt, der infolgedessen auch das Wichtigere ist und daher das Wesen der Befruchtung ausmacht. Das Wesentliche ist die Reduktion der Kernmasse — im allgemeinen ausgedrückt — vor der Befruchtung. Es gebührt wieder Richard Hertwig das große Verdienst, auf die allgemeine Verbreitung dieser Erscheinung als erster aufmerksam gemacht zu haben. Doch hat er seine Tragweite unterschätzt, indem er sie nur als eine Begleiterscheinung der Befruchtung ansieht. Unserer Überzeugung nach ist gerade diese Chromatinreduktion das Wichtigste in der Befruchtung. Diese Behauptung bedarf jedoch einer näheren Erläuterung.

Bei allen Metazoeneiern wird aus dem riesigen Keimbläschen eine winzige Spindel gebildet; weitaus der größte Teil des Kerns, d. h. des Chromatins wird jedoch in das Plasma ausgestoßen (wenn man will — geht zugrunde); so ist es auch bei den Spermatiden, wo ebenfalls ein sehr großer Teil des Chromatins in Form von Mitochondrien, Idiozom usw. aus dem Kern herauswandert. Dieselbe Erscheinung sehen wir auch bei den Sporozoen auftreten, wo der größte Teil des Chromatins aufgelöst wird; das eklatanteste Beispiel stellt

Aggregata vor. Nicht anders steht es mit den Ciliaten, wo der Hauptkern verloren geht; beschalte Rhizopoden, Mastigamöben — kurz überall ist diese gewaltige Chromatinausscheidung zu sehen. Was ist dieses auswandernde Chromatin? Es ist das trophische Chromatin oder besser gesagt die Trümmer des funktionellen Kerns. Den besten Beweis dafür haben wir in allen Fällen, wo funktioneller und Geschlechtskern, jeder für sich ein eigenes Gebilde darstellt. Bei den Ciliaten, wo der Macronucleus zerstört wird; bei den Gregarinen und Coccidien, wo das Caryosom samt dem größten Teil des Kerns — der Teil, der dem Caryosom seine Entstehung verdankt — im Plasma aufgelöst werden. Die Bestätigung dieser Behauptung erblicken wir ferner bei den beschalten Rhizopoden, wo der innere, der funktionelle Teil des Kerns ausgestoßen wird. Dieses Chromatin stellt in seinem letzten Auswanderungsstadium den trophischen Kern dar. In den miteinander copulierenden Zellen bleibt nur das Geschlechtschromatin, das den neuen gemeinsamen Kern bildet (das Syncaryon). Die erste Aufgabe der Zelle nach der Befruchtung — bevor sie von neuem zu funktionieren anfängt — ist die Bildung des funktionellen Kerns. Bei Ciliateninfusorien — Macronucleus; Gregarinen, Coccidien — Caryosom; bei Metazoen — Nucleolen usw.

Der Zweck der Befruchtung ist also, den durch starke Funktion abgenützten somatischen Kern von neuem zu bilden. Nach dieser Auffassung ist eigentlich für die Reorganisation des somatischen Kerns nicht einmal die Vereinigung — das Dazutun — von zwei Kernen (Amphimixis) unumgänglich notwendig, was wir aus der natürlichen und künstlichen Parthenogenese ersehen.

Die parthenogenetische Fortpflanzung unterscheidet sich von der gewöhnlichen Zweiteilung, bei welcher das funktionelle Chromatin gewöhnlich zu gleichen Teilen in die Tochterzellen übergeht, dadurch, daß bei ihr eine Reorganisation, eine Neubildung des somatischen Kerns stattfindet. Infolgedessen schließt sie sich ihrem Wesen nach der geschlechtlichen Fortpflanzung an; sie wird gewöhnlich als eine Eigenschaft, die sich erst in der Gruppe der Metazoen herausgebildet hat, als eine Anpassung an besondere Lebensbedingungen hingestellt.

So sehr die Befruchtung (Amphimixis) ein Gemeingut vielleicht aller lebenden Organismen geworden ist, sind wir doch der Ansicht, daß sie eine sekundär erworbene Eigenschaft ist, daß die Neubildung des funktionellen Kerns zuerst auf eine andere Weise, durch Parthenogenesis, erfolgt sein dürfte. Jetzt ist auch die Erscheinung leicht

erklärlich, warum den Organismen in mehr oder minder starkem Grade die Fähigkeit zukommt, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Aus der Gruppe der Protozoen ist nur ein einziger Fall von Parthenogenesis durch die schönen Untersuchungen LÉGER's bei *Ophriocystis* bekannt; doch hat man auch auf diese Erscheinung zu wenig geachtet, da sie infolge des Ausbleibens der bei den Metazoen existieren den Entwicklungserregung nichts an sich Auffallendes hat. Wir sind jedoch der Überzeugung, daß Parthenogenesis im Reiche der Einzelligen eine sehr verbreitete Erscheinung ist. Man hat Paramäcien ohne Macronucleus beobachtet und die Vermutung ausgesprochen, daß solche Tiere auch weiter leben dürften, indem sie den Funktionskern durch den Micronucleus regenerieren; sollte diese Vermutung zutreffen, so haben wir es hier mit einer Parthenogenesis zu tun. Es gelang mir (1906 b) bei einem Coccidium, *Adelea zonula*, festzustellen, daß beim Beginn der Teilung des Schizontenkerns behufs Bildung der Merozoiten, das Caryosom, das hier sicherlich den somatischen Teil darstellt, aus dem sich teilenden Kern ausgestoßen wird, so daß jeder Merozoit von neuem seinen funktionellen Kern (das Caryosom) bilden muß. Bei *Aggregata* haben LÉGER und DUBOSCQ (1907) festgestellt, daß der Kern bei der Schizogonie zum größten Teil aufgelöst wird. Es bleibt von ihm ein winziger Teil — das Geschlechtschromatin — welcher die erste Spindel bildet. Durch eine lange Reihe von Teilungen werden die Merozoitenkerne gebildet, ohne trophischen Teil, so daß sie beim Beginn ihres Wachstums in dem Cephalopodendarm — wie in dieser Abhandlung festgestellt wurde, — zuerst das Caryosom bilden müssen. Diese Erscheinungen bei *Adelea zonula* und bei *Aggregata*, wo der trophische Kern neugebildet wird, fasse ich als Parthenogenesis auf. Ich hoffe, daß durch weitere Untersuchungen sich diese Fälle stark vermehren werden.

Durch die Amphimixis wird die Geschlechtszelle der Metazoen (das Ei) in den Zustand des parthenogenetischen Eies versetzt; die Befruchtung hat von der gewöhnlichen Parthenogenese den Vorteil der Amphimixis für sich (POPOFF 1907).

Durch unsere Auffassung, daß der Zweck der Befruchtung in der Neubildung des allzustark abgenützten funktionellen Kerns zu suchen ist, lassen sich alle Erscheinungen erklären, welche durch die anderen Theorien unverständlich waren, vor allem die Erscheinungen, warum bei einigen Organismen der Befruchtung eine lebhafte Vermehrung, bei anderen eine lange Ruhepause folgt.

Alle unsere einheimischen niederen Pflanzen und Tiere stehen unter dem Einfluß der ziemlich regelmäßig abwechselnden Lebens-

bedingungen, die durch den Winter und Sommer diktiert werden. Nach den überaus günstigen Lebensbedingnngen des Sommers stellt sich mit dem Eintritt der kalten Jahreszeit eine länger oder kürzer dauernde Periode ein, in welcher für die Organismen weder die nötige Nahrung, noch die günstige Temperatur vorhanden ist. Damit sie vor Untergang bewahrt werden, müssen sie sich encystieren, um in diesem Znstande die ungünstige Wirkung der Kälte und des Nahrungsmangels besser zu überstehen. Im Sommer ist es im Interesse des Organismus (der Art), sich möglichst stark zu vermehren und zu verbreiten, um die günstigen Bedingungen möglichst auszunützen. Eine Befruchtnng um diese Zeit hätte die Vermehrung der Individuen und daher die weite Ausbreitung der Art beeinträchtigt, da sie mit der Reorganisation des funktionellen Kerns verbunden ist, was längere Zeit in Anspruch nimmt. So war es im Interesse der Art gelegen, die Befruchtung in eine Zeit zu verlegen, wo die vegetative Tätigkeit des Organismus aus äußeren Gründen sistiert wird. Das ist eben der Winter, daher das Zusammenfallen dieser zwei voneinander unabhängigen Prozesse Befruchtung und Encystierung. Mit dem Eintritt der ungüustigen Jahreszeit werden, wie es scheint, Reize ausgelöst, welche sowohl die Befruchtung als auch die Encystierung anregen.

Wie die ganze niedere Tierwelt mit diesen wechselnden Lebensbedingungen zu rechnen hat, beweisen uns die Wintereier dieser Organismen; obwohl es sich um vielzellige Tiere handelt, bei denen sich zu der Befruchtnng auch die Entwicklungserregung hinzugesellt hat, müssen sie nach der Befruchtung in dem einzelligen Zustande eine lange Ruheperiode durchmachen.

Wo hingegen die schädigende Einwirkung des Winters (z. B. im Meere) ausbleibt und infolgedessen eine gleichmäßigere Verteilung der Lebensbedingungen obwaltet, vermehren sich die Protozoen, sowie die niederen Metazoen das ganze Jahr hindurch gleichmäßig; außerdem bleibt die Encystierung vollkommen aus.

Es kann andererseits unmittelbar nach der Befruchtung zu einer starken Vermehrung kommen z. B. bei den Sporozoen, die man als Beweis anführen könnte, daß die Befruchtung den Zweck hat, die Vermehrungs- und Lebensfähigkeit des Organismus zu stärken, was auch nicht zutreffend ist. In allen diesen Fällen geht der Befruchtung eine starke vegetative (funktionelle) Tätigkeit voran, deren Zweck ist, eine sehr große Menge von Reservenahrnng zu bilden. Nach dieser Vorarbeit wird das Geschlechtschromatin in die Lage gesetzt, gleich nach der Befrnchtnng (Amphimixis) sich rasch zu ver-

mehren (Coccidien). Bei den Gregarinen vermehrt sich nach der Bildung der Reservenahrung das Geschlechtschromatin stark, dann erst tritt die Amphimixis ein, welcher wieder eine reichliche Vermehrung folgt. Ein analoger Fall — man erlaube den Vergleich — ist uns z. B. im Schneeglöckchen gegeben, welches durch die Vorarbeiten im Herbst — Aufspeicherung von Reservenahrung in seinen Knollen — in die Lage gesetzt wird, gleich bei dem ersten Sonnenschein den Schnee zu durchbrechen und seine Blüte zu treiben.

In den Eiern der Metazoen wird ebenfalls eine große Menge von Reservenahrung aufgespeichert; der Zweck derselben ist jedoch nicht, wie bei den Protozoen die Vermehrung des Geschlechtschromatin — der Individuen — sondern es wird diese Nahrung zur Bildung des somatischen Körpers (des Wirtes) verwendet. Erst wenn sich der Wirt entwickelt hat und für die nötige Nahrung sorgen kann, fangen die Parasiten d. h. die Geschlechtszellen an sich zu entwickeln.

Überall, wo von der Zelle vor der Befruchtung zur Bildung einer großen Menge von Reservenahrung hingearbeitet wird, tritt nach der Amphimixis eine starke Vermehrung ein. Hier haben wir es jedoch mit einer physiologischen Anpassung an die Lebensverhältnisse zu tun.

Hier will ich kurz auf die Frage eingehen, warum z. B. entcopulierte Paramäcien weiter leben und sich stark vermehren können. Bei diesem Tiere wird der Macronucleus erst nach der Amphimixis aufgelöst und neu ersetzt. Durch ungünstige Lebensbedingungen werden die Paramäcien wahrscheinlich zur Copulation gereizt, ohne daß der Macronucleus funktionell vollkommen abgenützt worden wäre, so daß er nach der mißlungenen Copulation wieder in seine Funktion tritt und die Vermehrung herbeiführt.

Durch diese Ausführungen glaube ich genügend bewiesen zu haben, daß der Zweck der Befruchtung weder in der Verlangsamung der Vermehrung und der Lebensprozesse der Zelle gelegen ist, damit sie vor Untergang durch Anstrengung bewahrt wird, noch in der Verstärkung dieser Lebensprozesse besteht; es ist vielmehr die Aufgabe der Befruchtung in der Schaffung (Bildung) eines neuen somatischen (funktionellen) Kerns oder Äquivalent desselben zu erblicken.

Zu diesem Zwecke werden nur solche Materialien aus dem Organismus verwendet, welche sich an den Lebensprozessen der copulierenden Individuen am wenigsten beteiligt haben — das Idiochromatin. Das bei der Befruchtung aus dem Kern auswandernde Chromatin stellt nicht überflüssiges Chromatin dar, sondern ist der

letzte Rest des funktionellen Kerns. Es ist vielleicht in allen Fällen berufen, auch weiter eine Funktion zu spielen, indem es sich in Reservenahrung oder in andere Elemente (Bestandteile) der Zelle umwandelt und auf diese Weise auch weiter eine bestimmte Aufgabe zu erfüllen hat.

Durch unsere Auffassung stellt sich die Annahme vom Dimorphismus (von der Zwittrigkeit) der Geschlechtszellen — mit der immer etwas Mystisches verbunden ist — als vollkommen überflüssig heraus. Übrigens ist die Vorstellung von der Spezialisierung der Geschlechter in Hinsicht auf ihre physiologische Leistung, — wie dies PROWAZEK in seiner letzten Arbeit (1907) durchzuführen bestrebt ist — kaum zutreffend. Er nimmt an, daß die Substanz des Innenkörpers, welche nach ihm das männliche Element darstellen soll, Träger des formgebenden Prinzips (Centralspindel, Randsaum der undulierenden Membran Achsenfaden der *Herpetomonas*, *Trichomonas* usw. Spermienachsenfaden), ferner der lokomotorischen Funktion (Myophane, Mantelstrahlen), im Sinne der defensiven Zelltätigkeit vielleicht Produzent der agglomerierenden Substanzen bei den Trypanosomen, sowie der Immunkörper ist. Nach unserer Auffassung stellt der Innenkörper nicht das männliche Element dar, sondern ist rein der trophische (funktionelle) Kern; infolgedessen kommen alle diese soeben aufgezählten Funktionen dem letzteren zu. Es ist nach unserer Auffassung auch nicht das weibliche Element, d. h. die äußere den Innenkörper (Caryosom) umgebende, hohle Kugel des Kerns — welche wenigstens für die Trypanosomen das Geschlechtschromatin darstellt — mit der Bildung der Reservestoffe betraut, sondern diese Aufgabe fällt wieder dem Innenkörper dem Trophochromatin zu. Daß er bei den weiblichen Trypanosomen zu klein ist, ist von keiner Bedeutung. Er ist seiner Aufgabe sicherlich vollkommen gewachsen.

6. Centriolen, Centrosomen und Spindelstrahlungen.

Die Bildung der ersten Spindel und der Verlauf der Kernteilung bei *Aggregata* sind geeignet, über manche viel diskutierte und noch nicht zur Entscheidung gebrachte Fragen einiges Licht zu werfen.

Den Spindeln der Metazoen selbst wird zweierlei Herkunft zugeschrieben und je nach dem Material das dazu verwendet wird, unterscheidet man cytoplasmatische und nucleäre Spindeln. Bei Spindeln cytoplasmatischer Herkunft sind die auseinander weichenden Centrosomen, gleich von Anfang an durch Fasern verbunden, welche

in demselben Maße an Länge zunehmen, in dem die Centrosomen voneinander abrücken. Dieser Bildungsmodus wurde zuerst von Hermann (1891) und Flemming (1891) festgestellt und von einer ganzen Anzahl späterer Forscher bestätigt. Es kann jedoch vorkommen, daß die auseinanderweichenden Centrosomen von Anfang an durch Fasern verbunden sind, welche jedoch bald verschwinden, um durch eine neue aus dem Protoplasma stammende Spindel ersetzt zu werden. Bei *Ophryotrocha* scheinen die Verhältnisse nach Korschelt noch komplizierter zu liegen, da bis zur Bildung der definitiven Spindel sich mehrere Strahlungen nacheinander ablösen. Die definitive Richtungsspindel soll dabei ihre Existenz dem Kerne zu verdanken haben, bingegen soll die definitive Furchungsspindel rein protoplasmatischer Natur sein.

Andererseits liegen eine ganze Anzahl von Abhandlungen vor, die auf eine so übereinstimmende Weise die erste Spindel aus dem Kern entstehen lassen, daß über die Richtigkeit der Beobachtungen kein Zweifel bestehen kann. Insbesondere findet die Bildung der ersten Spindel bei *Helix* nach den Untersuchungen von Bolles, Lee (1896, 1897) vollkommen auf dieselbe Weise statt wie bei *Aggregata*. Es wandelt sich für diesen Zweck das achromatische Reticulum des Kerns in eine besondere „substance fusoriale“. Dieselbe hat keine Centralkörper bzw. keine Polkörper. Während der Prophase der Teilung finden dabei diese Autoren, daß am Kerne zwei helle Körperchen auftreten, welche einige Charaktere mit den Sphären van Beneden's gemeinsam haben, und wohl Homologa derselben sein könnten. Sie glauben, daß sie aus dem Kerne ihre Entstehung nehmen, und nur als Fixierungspole der Spindel dienen. Allerdings hat Godlewski (1897) bei dem gleichen Objekt sowohl bei ruhenden Zellen als auch in der Mitose sehr deutliche Centrosomen beschrieben. Bei *Aggregata* können sowohl rein nucleäre als auch rein protoplasmatische Spindeln zur Ausbildung kommen, worin diese Protozoen mit den Metazoen übereinstimmen. In den meisten Fällen bildet sich die Spindel im Kerne allein, und erst nachdem letzterer aufgelöst worden ist, gesellen sich auch Plasmastrahlungen dazu. Bei manchen Metazoen werden sog. gemischte Spindeln in der Weise gebildet, daß ein Teil und zwar der äquatoriale Teil desselben vom Kern geliefert wird und der Rest, d. h. die Enden der Spindeln ihre Entstehung dem Protoplasma zu verdanken haben. Dieser Erscheinung glaube ich keine prinzipielle Bedeutung beimessen zu dürfen, da das Liningerüst von Kern und Protoplasma vielleicht überall dasselbe ist.

Aus der Kernteilung der *Aggregata* müssen wir eigentlich schließen, daß die Spindelfasern eine Längsspaltung erfahren. Dieselbe Erscheinung wurde auch bei Metazoen von Rabl, Kostanecki und vielen anderen beobachtet. In der Deutung der Spindelfiguren existieren überhaupt keine großen prinzipiellen Differenzen und die Verhältnisse bei *Aggregata* lassen sich mit den Zuständen mancher Metazoen vergleichen. Weitgehender sind jedoch die Ansichten, die über die Natur, über den Ursprung und die Funktion der Centrosomen herrschen, zu deren Besprechung ich jetzt übergehen will.

Seit langer Zeit dreht sich der Streit um die Frage: was ist das Centrosom und was für eine Bedeutung kommt ihm zu. Seine ersten Entdecker, van Beneden und Boveri, haben darunter ein ständiges Organ der Zelle verstanden, welches sich unabhängig, genau so wie die chromatischen Elemente, durch Teilung auf die Tochterzellen vererbt. Es repräsentiert das dynamische Centrum der Zelle und leitet die Kern- und Zellteilung ein, indem es durch Zweiteilung die Centren der Tochterkerne bildet, um welche sich die übrigen Zellbestandteile symmetrisch gruppieren. Daher hat Boveri das Centrosom als das eigentliche Teilungsorgan erklärt, welches die Zell- und Kernteilung vermittelt. Allerdings entspricht das Centralkorn van Beneden's nach manchen Autoren nicht dem Centrosom Boveri's, sondern seinem im Centrum des letzteren sich befindenden und sich stark färbenden Centriol. Dagegen verwahrt sich Boveri und erklärt sein Centrosom als identisch mit dem Centralkorn (Corpuscul central) van Beneden's und deutet das Centriol als neu von ihm erst entdecktes Gebilde.

Während Boveri für die Permanenz seines Centrosoms mit dem Centriol eintritt, gibt es eine ganze Anzahl von Autoren, welche nur das Centriol als dauerndes Organel betrachten; hingegen sei das Centrosom einem physiologischen Wechsel unterworfen, sehr oft sogar vollkommen rückgebildet. Die verschiedenen Umwandlungen, die sich am Centrosom während der Teilung bemerkbar machen, deutet Boveri als eine Reduktion desselben, indem er annimmt, daß das Centrosom einen ansehnlichen Teil seiner peripheren Substanz abwirft. In einem so reduzierten Zustande tritt es zur nächsten Generation über, um wieder zu seiner ursprünglichen Größe heranzuwachsen. Während der Teilung treten die Radien der das Centrosom umgebenden Strahlungen nur bis dicht an ihn heran, daher ist Boveri der Ansicht, daß das Centriol weder als Insertionspunkt, noch als Erreger der Strahlungen angesehen werden kann. Es hat nur die Funktion eines Central- und Teilungsorganes. Das Centrosom

ist hingegen das Organ, welches in enger Beziehung mit der Sphäre steht und sie beeinflußt.

Zu den Gegnern dieser Anschauung Boveri's haben sich in letzter Zeit Vejdovský und Mrázek gesellt. welche dem Centrosom eine Kontinuität entschieden absprechen und nur das Centriol als ein dauerndes Gebilde ansehen. Vielmehr entsteht das Centrosom nach diesen Autoren periodisch stets vollkommen neu und zwar immer endogen innerhalb des alten Centrosoms (Centroplasma). Nach Boveri und den meisten übrigen Forschern wird die Plasmastrahlung (die Sphäre) unter dem Einfluß des Centrosoms immer neu gebildet. Nach den beiden tschechischen Autoren stellt diese Strahlung das mächtig herangewachsene Centrosom selbst dar, welches in seiner Ausbreitung das umgebende Protroplasma strahlenförmig umordnet und in sich aufnimmt. Diese Strahlung führt die Kernteilung herbei. Die Strahlung für die nächste Teilung ist jedoch um das Centriol herum bereits angelegt und tritt uns als das Centrosom Boveri's entgegen. Zur Teilung der Zelle wächst das Centrosom langsam heran, indem es gleichzeitig in demselben Maße die Strahlungen (Sphären) der vorhergehenden Teilung gegen die Peripherie hinausdrängt. Indessen wird jedoch die Anlage für die übernächste Zellteilung in Form eines neuen Centrosoms um das Centriol geschaffen. Dadurch bekommen wir ineinander geschachtelt die zu drei Teilungen gehörigen Strahlungen, welche sehr scharf voneinander abgegrenzt sind. Ganz peripher die außer Aktion getretene zu der abgelaufenen Teilung gehörige Strahlung, ihr folgt dann die Strahlung nach. welche die nächste Teilung herbeiführt. Darin ist die Anlage für die Strahlung der Tochter-, sehr oft sogar in letztere die Anlage für die Enkelgeneration bereits zu konstatieren. Vejdovský und Mrázek betrachten daher nur das Centriol als ständiges Organ, den Centrosomen erkennen sie hingegen keine selbständige Existenz zu. Letztere betrachten sie als sichtbaren Ausdruck der Tätigkeit der Zelle. Sie stellen nach ihnen Centren dar, worin die Rekonstruierung des Kerns und des Protoplasmas geschieht. Der Bildungskreis der Centrosomen ist daher ein morphologischer Ausdruck, eine Wiederspiegelung von — nicht näher definierten — Vorgängen, die sich primär in der Zellsubstanz überhaupt abspielen. Durch ihre spezifische Tätigkeit rufen die Centriolen eine Strahlung hervor, durch welche ein Centrum geschaffen wird, welches die erste Anlage der Centren von neuen Tochterzellen darstellt.

Die Strahlen selbst sehen sie nicht als fibrilläre Gebilde an, die sich kontrahieren, vielmehr stellen sie sich dieselben als feine

Plasmaströme vor, mittels welcher sowohl die homogene Grundsubstanz als auch die darin enthaltenen Körnchen oder Microsomen in die nächste Umgebung des Centriols zugeführt werden. Die Tätigkeit geht also vom Centrosom aus und die nächste Folge davon ist die Bildung von Plasmaströmen (Radien), die in unmittelbarem Kontakt mit dem Centriol kommen. Dadurch verwerfen die beiden Autoren alle Theorien, welche als fibrilläre Theorien bezeichnet werden und schreiben ihrer Theorie den Vorzug einer physiologischen Grundlage zu.

Übrigens gibt Boveri selbst die Möglichkeit zu, daß es Fälle geben kann, in welchen nur das Centriol dauernd persistiert und das Centrosom rückgebildet wird.

Im folgenden werden wir den Ausdruck Centrosom gebrauchen, worunter sowohl das Centrosom im Sinne Boveri, als auch das Centriol verstanden wird; wo es sich um reines Centriol handelt, wird dies an der betreffenden Stelle genauer angegeben werden.

Bevor wir zu unseren weiteren Ausführungen schreiten, müssen wir zuerst die Verhältnisse bei den Protozoen heranziehen, welche sehr geeignet sind, eine Klärung in dieser Frage zu bringen. Ich ziehe die Verhältnisse bei *Euglena* heran, wie sie uns durch Keuten (1895) und Blochmann (1894) bekannt sind. Bei diesem Tiere spielt das sich in der Mitte des Kerns befindende nucleolenähnliche Gebilde eine aktive Rolle bei der Kernteilung, indem es sich zuerst stäbchenförmig auszieht, dann in der Mitte durchschnürt; die beiden so entstandenen Hälften wirken als Centren, um die sich das übrige Chromatin herumgruppiert. Für dieses Gebilde wurde von den beiden Autoren der Begriff des Nucleolocentrosoms eingeführt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir in diesem Gebilde das Caryosom, somit auch den trophischen Kern zu erblicken haben, welcher bei der Teilung eine mechanische Rolle spielt. Ähnlich stehen die Verhältnisse bei einer ganzen Reihe anderer Organismen, z. B. bei *Amoeba cristalligera* (Schaudinn), bei einer Euglenide (*Eutrepsia*, Steuer 1903) etc.

Bei *Oxyrrhis marina* tritt eine kleine Abweichung in dem Verhalten des Nucleolocentrosoms (Caryosom) nach den Untersuchungen Schaudinn's ein. Hier teilt sich unter normalen Verhältnissen das Nucleolocentrosom innerhalb des Kerns auf dieselbe Weise wie bei *Euglena*. Infolgedessen ist es mit der letzteren Form vergleichbar. Sowie man aber die Tiere in verdünntem Seewasser kultiviert, tritt das Nucleolocentrosom zur Teilung in das Plasma über, von wo aus es die Kernteilung leitet. Bei den Diatomeen (Lauterborn 1896)

leitet die Kernteilung ein Gebilde, welches, seine extranucleäre Lage außer Acht gelassen, sehr viele Vergleichspunkte mit dem Nucleolocentrosom von *Euglena* aufweist, woranf schon frühere Autoren öfters aufmerksam gemacht haben. Ein ähnlicher Körper scheint auch bei *Paramoeba eilhardi* (Schaudinn) vorznkommen. Bei diesem Rhizopoden ist neben dem Kern ein persistierendes Gebilde zn sehen — der Nebenkörper Schaudinn's — welches einmal sich wie ein Centrosom verhält und die Kernteilnng bei der Flagellatenform leitet, ein anderes Mal auf die Kernteilnng bei der Amöbenform keinen Einfluß ausübt. Es teilt sich nämlich zuerst allein in eine große Anzahl von Körperchen, und erst dann teilt sich der Kern auf direkte Weise in eine große Anzahl von Tochterkernen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß dieser Nebenkörper chromatischer Natur sei und funktionell mit einem Caryosom (Nucleolns) zu vergleicheu ist. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß im Kern selbst ein caryosomähnliches Gebilde vorhanden ist, welches mit den trophischen Fnnktionen der Zelle betraut ist, so daß die Annahme, daß der Nebenkörper bei *Paramoeba eilhardi* und das Caryosom in dessen Kern sich in ihrer Funktion ergänzen, sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Eine besondere Beachtung verdient das Centralkorn der *Heliozoen*, welches nach den Untersuchungen Schaudinn's bei *Acanthocystis* die Kernteilnng leitet, indem es die Rolle eines Centrosoms übernimmt. Für diesen Zweck teilt es sich zuerst in zwei Stücke, die alsbald auseinanderrücken. Durch eine strahlige Umordnung des Plasmas rufen sie eine Spindel hervor, die die Kernteilnng herbeiführt. Die jungen, durch Knospung entstandenen Tierchen besitzen kein Centralkorn. Letzteres wird neu im Kern gebildet und tritt nachher in das Protoplasma über. Es unterliegt keinem Zweifel, daß dieses Centralkorn dem trophischen Kern der übrigen Tiere gleichkommt; daher stellt es ein dem Caryosom der übrigen Protozoen homologes Gebilde dar. Während der Kernteilung ist es morphologisch und physiologisch kaum von einem echten Centrosom zu unterscheiden.

Bei *Haemoproteus noctuae* leitet nach Schaudinn (1903) ebenfalls das Caryosom die Kernteilung. Der Innenkörper (Caryosom) dehnt sich in die Länge, ohne sich dabei in die Mitte durchzuschnüren. Dadurch wird eine Art Centralspindel gebildet, welche, ähnlich wie bei *Euglena* und *Eimeria schubergi*, den Kern zerdehnt, wodurch eine heteropole Kernteilung erzielt wird. Der kleinere Kern stellt den Blepharoplast dar. Aus letzterem entwickelt sich durch zwei neue

heteropole Teilungen der Randsaum der undulierenden Membran samt der Geißel (siehe ausführlicher SCHAUDINN 1904). Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Innenkörper (Caryosom) hier die Kernteilung bewirkt, indem er die Rolle eines Centrosoms oder besser eines Centriols übernimmt. Seine centrioläre Natur tritt noch mehr dadurch zutage, daß es die Geißel des Tieres aus sich entstehen läßt und weiter als ein Blepharoplast (Basalkorn) funktioniert. Es ist sicher anzunehmen, daß der Blepharoplast für die Ernährung des Lokomotionsapparates sorgt, indem er das dazu nötige Chromatin produziert. Eine Bestätigung dessen erblicke ich in der Beobachtung PROWAZEK's (1905) bei dem Rattentrypanosom, daß sich die Tiere nur mit jenen Enden zu Rosetten agglomerieren, in welchen der Blepharoplast liegt. Letzterer produziert nach PROWAZEK eine schleimartige Substanz, welche die Verklebungserscheinungen hervorruft. Wie wir aber in einem vorhergehenden Kapitel gesehen haben, stellt der Schleim ein Umwandlungsprodukt des Chromatins dar.

Aus den bisherigen Ausführungen ist zu ersehen, daß in allen diesen angeführten Fällen aus dem Protistenreich die Organellen, welche die Kernteilnng leiten, den funktionellen Kern oder einen Teil desselben darstellen. Infolgedessen möchte es scheinen, als ob sich keine Vergleichspunkte mit dem Centrosom (Centriol) der Metazoen finden ließen.

Andererseits sind uns aber von den Gregarinen „echte" Centrosomen bekannt. Deshalb ist es ratsam, sie in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen und uns über ihre Natur eine richtige Vorstellung zu bilden. Die genauesten Untersuchungen darüber und über die Bildung der ersten Spindel sind uns von CUÉNOT, LÉGER, BRASIL usw. geliefert. Nach den schönen Untersuchungen von LÉGER, welche sich auf *Stylorhynchus* beziehen, liegen bei dieser Gregarine in bezug auf die Centrosomen genau dieselben Verhältnisse vor, wie sie uns bei den Metazoen im Sinne BOVERI's gegeben sind, d. h. wir haben hier ebenfalls ein Centrosom und ein Centriol darin zu unterscheiden. Bei der Bildung der Spermatiden (Microgameten) hat dieses Teilungsorgan eine analoge Rolle zu spielen wie bei der Spermatogenese der Metazoen, indem die Sphäre (Centrosom) sich zum Rostrum umwandelt und das Centriol die Geißel aus sich herauswachsen läßt. Der Macrogamet besitzt ebenfalls ein Centrosom. Bei der Befruchtung verschmelzen nach LÉGER die Kerne und die Centrosomen der weiblichen und männlichen Individuen, so daß die „Centrenquadrille" FOL's, die sich für die Metazoen, wo sie zuerst von ihm beobachtet wurde, als unzutreffend erwies, hier bei den

Gregarinen ihre Bestätigung zu finden scheint. Hervorzuheben ist jedoch, daß während der Kernteilungen die Strahlungen unmittelbar aus dem Centriol auslaufen (Fig. 20—26 l. c.) und es infolgedessen zur Bildung eines Centrosoms (Idiosoms) im Sinne der Metazoen nicht kommt; es ist anzunehmen, daß Léger sicherlich die ganze Strahlung als Centrosom (Archoplasma) ansieht, was bei den Metazoen eigentlich der Sphäre entspricht. Nicht viel einheitlicher stehen die Verhältnisse auch bei den im *Lumbricus* vorkommenden Arten von *Monocystis*, bei welchen Brasil drei Bildungstypen der ersten Spindel darstellt. Hier kommen Bilder zum Vorschein, in welchen die Radien der Strahlungen direkt zum Centriol zusammenlaufen; ihnen stehen andere gegenüber, in welchen mehrere, sogar vier verschiedene Differenzierungen vorkommen, die uns lebhaft an die von *Rhynchelmis* her bekannten ineinander geschachtelten Centrosomen erinnern.

Ziehen wir jetzt noch die *Aggregata* zu dieser Betrachtung heran und heben die bei diesen Formen vorkommenden erheblichen Variationen hervor. Bei *Aggregata légeri*, wo es mir gelang, bei den weiblichen Tieren die Bildung der ersten Spindel genau zu verfolgen, laufen die aus dem Kern ihre Entstehung nehmenden Strahlen in eine stumpfe Spitze zusammen, in der es zur Differenzierung eines Centrosoms oder Centriols nicht kommt. Wir müßten daher, falls wir durchaus auf die Ubiquität der Centrosomen nicht verzichten wollen, die ganze Spindel als Centrosom erklären, was zu einer sehr unerquicklichen Verwirrung in dieser ohnehin verwickelten Frage führen würde. Ich bin auf den Einwand gefaßt, der in ähnlichen Fällen häufig erhoben wird, daß nämlich das Centriol tatsächlich existiert und nur von mir übersehen wurde. Ich weiß jedoch nicht, ob der Sache damit gedient ist; vielmehr bin ich der Ansicht, daß durch solche Einwände wir uns die Möglichkeit rauben, die wirklichen Verhältnisse kennen zu lernen und uns eine richtige Fragestellung zu formulieren. Gehen wir jetzt zu *Aggregata eberthi*, wo die Verhältnisse beinahe umgekehrt zu liegen scheinen. Hier ist uns das „Teilungsorganel“ in einem ziemlich großen Centriol gegeben, welches während der Teilungsstadien gerade an der Spitze des Kerns sich befindet und seine Teilung leitet. In den meisten Fällen kommt es zu einer sehr schwachen Strahlung, die, wie es scheint, dem sich teilenden Kern gehört. Oft bleibt sie jedoch aus. Hier will ich die Verhältnisse bei *Adelea zonula* (Moroff 1906 b) einschalten, wo der Kern aus einer großen Anzahl Chromatinkörnchen besteht, welche um ein verhältnismäßig großes Caryosom gruppiert sind; unter diesen Körnchen zeichnet sich eines durch seine

Größe aus. Bei der zur Schizogonie führenden Kernteilung wird das Caryosom jedesmal aus dem Kern ausgestoßen. Das größere Körnchen, das ich als Nucleolus-Centrosom bezeichnet habe, leitet die Teilung; zu diesem Zwecke rücken die durch dessen Teilung entstandenen zwei Körnchen auseinander und bilden an den entgegengesetzten Seiten des Kerns zwei Centren, wohin die übrigen Chromatinkörnchen hingleiten; auf die Wabenstruktur des Protoplasma üben sie keinen Einfluß aus, da eine strahlige Umordnung derselben nicht im geringsten zu konstatieren ist. Es kommt hingegen oft zu einer chromosomenähnlichen Anordnung der Chromatinkörnchen, indem sie zu den fortrückenden Teilungscentren zusammenlaufende Reihen bilden. Zu erwähnen ist noch, daß in der heranwachsenden Oocyte, welcher zur Bildung der Reservenahrung sehr viel Chromatin notwendig ist, das kleine Nucleoluscentrosom sehr an Größe zunimmt und das Aussehen eines zweiten Caryosom bekommt. Nach dieser kurzen Abschweifung kehre ich wieder zur *Aggregata* zurück. Bei der weiblichen *Aggregata jacquemeti* kommt es bei der Kernteilung zu sehr starken Strahlungen, die über die Oberfläche des Parasiten in Form von stumpfen Kegeln hervorragen. Bei einer mittelmäßigen Differenzierung sind die Spitzen der Kegel bedeutend stärker gefärbt, wie wenn Chromatin darauf kappenförmig aufgelagert wäre; bei starker Differenzierung kann sich die Spitze vollkommen entfärben; auch bei einer progressiven Entfärbung bekommt man kein Chromatinkörnchen zu Gesicht, das man als Centriol deuten könnte. Der Umstand, daß die Kegelspitze länger den Farbstoff (EH) behält, ist so zu erklären, daß sich dort Chromatin in diffusem Zustande in größerer Menge ansammelt. Ich glaube, daß diese stärkere Chromatinverdichtung die Strahlung auf irgend eine Weise beeinflußt. Bei den männlichen Tieren derselben Art sind typische Centriolen vorhanden, welche sich durch ihre Größe auszeichnen. Dieselben rufen die allerschönsten, die Zerteilung des Kerns herbeiführenden Strahlungen im Protoplasma hervor; dabei laufen die Strahlungsradien direkt bis zu den Centriolen zusammen, so daß es zur Bildung eines Centrosoms nicht kommt. Bei den weiteren Kernteilungen, während des Perlenstadiums, persistieren die Centriolen noch weiter, die Strahlungen sind jedoch sehr schwach. Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch *Aggregata sp.* (Fig. 54, 55) Erwähnung tun, bei welcher ein dreistacheliges Centriol die Kernteilung leitet, wobei es nicht aus dem Kern heraustritt, sondern nur mit dem einen Stachel darüber hervorragt. Bei der Teilung bekommen wir Bilder, die uns an das stäbchenförmige Centrosom,

das zuerst von Meves bei der Spermatogenese von verschiedenen Schmetterlingen beschrieben, später von Wassilieff (1907) bei *Blatta*, von Goldschmidt (1905) bei *Zoogous* und von van Molle (1906) bei dem Eichhörnchen wiedergefunden wurde. Bei *Aggregata duboscqi* existieren fast genau dieselben Verhältnisse, nur daß das Centriol (Centrosom) hier in der Mitte des Kerns liegt; es ist sicher, daß letzteres ein Teil des Caryosoms ist, wie ich es bereits für andere Arten festgestellt habe (*Aggregata spinosa*). Zuerst zerschnürt sich das Centrosom in zwei Körnchen, welche an die Oberfläche des Kerns ausrücken und seine Teilung herbeiführen. Bei *Aggregata spinosa* haben wir wieder dieselben Körnchen, welche aber bei der Kernteilung keine aktive Rolle zu spielen scheinen. Andererseits kommen bei *Aggregata jacquemeti* und *siedleckii* lange Chromatinstäbchen (Fäden) zum Vorschein, welche Strahlungen im Protoplasma hervorrufen; dieselben treten jedoch mit der Kernteilung nicht in Beziehung; ähnliche Fäden sind auch bei *Aggregata reticulosa* zu beobachten, regen hier jedoch keine Strahlungen an. Die Fäden geben langsam ihr Chromatin ab, wodurch sicherlich die Plasmastrahlung hervorgerufen wird. Aus dieser Zusammenstellung kann man wohl ersehen, wie mannigfaltig das Bild ist, das die Centrosomen der *Aggregata* und der Gregarinen liefern.

Man kann jedoch trotz dieser großen Mannigfaltigkeit von Bildern eine Reihe zusammenstellen, woraus mit Evidenz die trophochromatische Natur des Centrosom oder besser gesagt des Centriols zu ersehen ist. Die Reihe ist so vollständig, daß wir in den typischesten Fällen von Centrosomenbildungen sicher die Behauptung aufstellen können, daß das Centriol ein Teil oder zum mindesten ein Derivat des Caryosoms ist.

Es bleiben von den Protozoen noch die bei *Actinosphaerium* und *Noctiluca* existierenden Verhältnisse kurz zu erörtern. Nach Hertwig's Darstellung (1898) kommt es bei *Actinosphaerium* während der Richtungscaryokinese an einem Pol des heteropol entwickelten Kerns zur Ausscheidung einer sich mit Boraxkarmin stark färbenden Substanz, welche allmählich zur Centrosphäre heranwächst und von Hertwig als das „spongiöse Centrosom“ bezeichnet wurde. Im Verlauf der Teilung treten in letzteren Centriolen auf, welche allein von der sich auflösenden Centrosphäre übrig bleiben und die Centrosomen der nächsten Teilnng liefern, wobei sie wieder zu spongiösen Centrosomen heranwachsen. Dieses Heranwachsen des Centrosoms zu einer Sphäre und die Ablösung der letzteren durch ein neues vom Centriol gebildetes Centrosom glaubt Hertwig mit dem

von Boveri, von Erlanger und Fürst dargestellten Wachstum der Centrosomen und dessen Reduktion bei den Metazoen vergleichen zu können; eine Betrachtungsweise, in welcher ich ihm im Gegensatz zu Goldschmidt und Popoff (1907) vollkommen beipflichte. Ich will jedoch darauf ausführlicher erst weiter unten im Zusammenhang mit der Besprechung der Centrosomen der Metazoen eingehen. Vollkommen ähnlich wie bei *Actinosphaerium* dürfte nach den Darstellungen von Ischikava (1894), Calkin (1899) und Doflein (1900) die Verhältnisse auch bei *Noctiluca* liegen, wo das Centrosom (Sphäre Calkin's) dem trophischen Chromatin des Kerns ihre Entstehung zu verdanken hat.

Goldschmidt und Popoff (1907), welche einen großen Teil der hier angeführten Beispiele zu ihren Betrachtungen herangezogen haben, kommen in einer kürzlich erschienenen Arbeit in den meisten Fällen zu fast ganz derselben Auffassung.

Nach dieser etwas langen Betrachtung kehren wir wieder zu den Metazoen zurück.

Boveri betrachtet das Centrosom als ein dauerndes Organ der Zelle, welches, wie der Kern, durch Teilung von Zelle zu Zelle fortgeerbt wird; der befruchteten Eizelle wird es durch das Spermatozoon eingeführt. Es wird demgemäß von diesem Autor als der Entwicklungserreger angesehen. Im Gegensatz dazu betrachtet Hertwig das Centrosom nicht als ein dauerndes Organ, sondern als einen Bestandteil des Kerns, dessen Teilung es herbeiführt; morphologisch ist es als eine aus dem Kerne ausgetretene achromatische Substanz anzusehen; infolgedessen ist eine nucleäre Herkunft des Centrosoms anzunehmen. In gewissem Sinne kann man das Centrosom auch als einen Kern ohne Chromatin betrachten. Allerdings ist das Centrosom bei den Metazoen zu einem Dauerorgan der Zelle geworden. Nach Hertwig sind mehrere Möglichkeiten zur Entstehung des Centrosoms gegeben.

Als Ausgangspunkt einer Centrosomendifferenzierung kann eine Zelle mit zwei Kernen dienen, bei welcher der eine Kern sein Chromatin verloren hat, wobei gleichzeitig seine Größe eine Reduktion erfährt. Diese zuerst von Bütschli, dann von Hertwig und Heidenhain ausgesprochene Möglichkeit von Centrosomenentstehung hat ihre eifrigsten Verfechter in Schaudinn und Lauterborn gefunden. Zurzeit wird sie jedoch als ein überwundener Standpunkt angesehen. Vielmehr findet die zweite von Hertwig ausgesprochene Möglichkeit unter den Forschern Anklang. Danach wird das Centrosom von dem achromatischen Teil des Kerns gebildet, dessen

Teilung es herbeiführt. Hertwig glaubt nämlich, daß die Ovocentren aus Spindelfasern entstehen, welche ihrerseits aus dem achromatischen Kerngerüst gebildet werden. Aus dieser Beobachtung erschließt er weiter, daß auch das Centrosom des Spermakerns nucleärer Herkunft ist und die achromatische Substanz dieses Kerns repräsentiert. Diese Idee hat Hertwig um eine Zeit ausgesprochen, in der wir nicht so gut mit den intimen Verhältnissen der Kernteilung vertraut waren. Nach den heutigen Kenntnissen und nach der vorhergehenden Zusammenstellung über die Protozoen ist keine einzige Beobachtung, welche zugunsten dieser Annahme spricht. Überall ist das Centrosom nicht ein Derivat des achromatischen Kernreticulums, sondern echtes Chromatin, wie es uns in dem Nucleolus gegeben ist. Bei *Aggregata* liefert zwar der achromatische Bestandteil des Kerns ein Teilungsorgan, das aber nicht das Centrosom, sondern die ganze Spindel darstellt.

Nun hat man aber bei der künstlichen Parthenogenese, sowie an befruchteten kernlosen Eifragmenten von Seeigeln gezeigt, daß echte Centrosomen mit Centriolen darin hervorgerufen werden können (Wilson, Morgan, Yatsu usw.). Es wurde außerdem durch diese Versuche der Beweis erbracht, daß Centrosomen keine dauernden (erbliche) Organe der Zelle sind, sondern daß sie, sobald es Not tut, nicht allein aus dem Kern, sondern auch aus dem Protoplasma ihre Entstehung nehmen können. Da bei ihrer Bildung die die Zellteilung herbeiführenden Bewegungen des Protoplasmas bereits ausgelöst sind, ist es meiner Meinung nach richtiger, sie als Folge, nicht als Ursche centripetaler Bewegung, wenn eine solche überhaupt existiert, zu deuten.

Unserer Meinung nach stellen die Centrosomen trophisches Chromatin dar, welches vom Kern aus seine Entstehung nimmt, die Ausscheidung desselben kann unter Umständen auch durch das Protoplasma erfolgen. Durch den Stoffwechsel, welcher zwischen dieser chromatischen Verdichtung und seiner Umgebung stattfindet, erfährt das Protoplasma eine strahlige Umordnung, welche für die Kernteilung von großem Vorteil sein muß, indem sie darin aktiv eingreift; doch ist sie nicht unumgänglich notwendig, was wir daraus ersehen können, daß auch Kernteilungen ohne Strahlungen stattfinden und Strahlungen ohne Kernteilungen sich bilden können. Immerhin ist es aber sicher, daß, wo Strahlungen hervorgerufen werden, meistens eine Verdichtung von Chromatin in Form eines Centriols stattfindet.

Welches ist nun die Bedeutung dieser Chromatinverdichtung?

Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir uns zuerst über die Natur und Rolle der Strahlungen klar werden. Man hat zwar die Protoplasmastrahlungen als einen morphologischen Ausdruck sich in der Zelle cyclisch abspielender chemischer Vorgänge aufzufassen gesucht und die Radien als Hyaloplasmazüge erklärt, in welchen Microsomen eingestreut sind. Es hat sich leider in der zoologischen Forschung die Gewohnheit eingebürgert, das Tier, das man bei den eigenen Untersuchungen verwendet hat, als das günstigste Untersuchungsobjekt zu erklären, und alle anderen Objekte, die anderen Forschern bei ihren Untersuchungen vorgelegen, und die Aufstellung von anderweitigen Ansichten diktiert haben, als minderwertig, als ungünstig zu erklären; eine Handlungsweise, die sich in vielen Fällen bewährt hat und deren Berechtigung mitunter nicht in Abrede gestellt werden kann; doch ist ihre rücksichtslose Anwendung doch zu weitgehend. Wie ja oft von vielen Forschern betont worden ist, kann dasselbe Effekt in der Zelle auf verschiedenen Wegen erreicht werden, welche von den Bedingungen, in denen sich die Zelle befindet, abhängen. Es können daher in der Zell- und Kernteilung anseinandergehende Wege eingeschlagen werden, welche auch entsprechende Vorrichtungen notwendig erheischen. So sehr die vitalen Erscheinungen der Zelle auf chemischen Prozessen basieren, sind sie doch mit gewissen mechanischen Kräften verknüpft; dies hat in einem hohen Maße Geltung für die Kern- und Zellteilung, bei der sie je nach der Beschaffenheit (Struktur) der Zelle mehr oder minder stark zur Entfaltung kommen. Als sichtbarer Ausdruck solcher mechanischer Kräfte müssen wir die strahlige Umordnung des achromatischen Gerüstes ansehen, welches je nach der mechanischen Leistung eine entsprechende Differenzierung erfährt, und so bekommen wir bei den Protoplasmastrahlungen alle Übergänge von Fällen, wo keine Umordnung des Plasmas existiert, zu einfachen Plasmazügen (Hyaloplasma) weiter, bis zu sehr deutlich differenzierten „Fasern", wie sie bei vielen Objekten während der Teilung beschrieben wurden, und wie ich sie auch bei *Aggregata* in den meisten Fällen beobachtete. Zur Erklärung dieser Differenzierungen kommt man mit der Theorie über die sich im Protoplasma abspielenden cyclischen Vorgänge nicht aus. Ja, es hat sogar den Anschein, als ob diese Fasern (Spindelstrahlen) trotz ihres vorübergehenden Charakters zu einem Organ der Zelle werden, welches bis zu hohem Grade ein selbständiges Dasein führt. Es kann vorkommen, daß dieses Organ bei geänderten Lebensbedingungen der Zelle zur Kernteilung nicht mehr notwendig ist, im Laufe der Entwicklung aber, wie so viele andere

abortive Organe, angelegt werden kann, um wieder eine Rückbildung zu erfahren. Ein schönes Beispiel davon gibt uns das Coccidium *Herpobdella atomaria*, welches kürzlich von Schuberg und Kunze (1906) aus dem Hoden von *Nephelis vulgaris* beschrieben wurde. Es kommt nämlich bei diesem Protozoon nach der Befruchtung zur Ausbildung einer sehr schönen Spindel mit scharf differenzierten Fasern und Chromosomen, die rückgebildet wird, bevor es zur Teilung kommt. Die Kernteilung nimmt dann einen mehr direkten Verlauf. Daher glaube ich, daß die hohe mechanische Leistung, welche man den Spindelfasern bei der Kernteilung beimißt, vollkommen berechtigt ist.

Über die Art und Weise, wie diese mechanische Leistung vor sich geht, hat man verschiedene Erklärungen zu geben versucht, welche in der Literatur als die Fibrillentheorie der Zellteilung bekannt sind; van Beneden, Boveri, Rabl, Flemming usw. nehmen an, daß die Halbfasern der Spindel, d. h. die Fasern, welche vom Spindelpol zu den Chromosomen verlaufen, die Eigenschaft besitzen, sich zu kontrahieren und die auseinanderrückenden Chromosomen zu den Polen zu ziehen. Drüner, Meves, Hertwig usw. schreiben den Fasern hingegen eine Druckwirkung zu, indem sie annehmen, daß eine Faser von einem Pol zu einem für die andere Tochterzelle bestimmten Chromosom verläuft, so daß sie bei ihrem Wachstum durch eine Druckwirkung das Chromosom zu dem entgegengesetzten Pol schiebt. Ich glaube, daß Hertwig vollkommen recht hat, wenn er bemerkt, daß den Fasern sowohl Druck- als auch Zugwirkung zukommen kann: es hängt nur von den Umständen ab, welche Art derselben zur Wirkung kommt. Ich glaube diese Ansicht Hertwig's durch die Verhältnisse bei *Aggregata* bestätigen zu können. Die erste Spindel bei der weiblichen *Aggregata* wird durch die strahlige Umordnung des Maschensystems im Kern herbeigeführt. Die Fasern werden dabei sicher durch eine Expansionskraft, also durch Druck vorwärts getrieben und weit über die Oberfläche ausgestreckt, eine Expansionskraft, die ähnlich derjenigen ist, welcher man das Heraustreiben des Schwanzendes der Spermatiden zuschreibt. Diese Fasern sind vielleicht mit der Centrodesmose Heidenhain's zu vergleichen. Die beiden Schenkel der Spindel, welche durch eine Spaltung der ursprünglichen Kegel zustande kommen, bilden einen stumpfen Winkel, dessen Spitze die Chromosomen einnehmen; beim Abrücken der letzteren können jedoch die Strahlen (Fasern) nicht drückend (stemmend) wirken, sondern müssen sie ziehen. Bei den nächstfolgenden Teilungen müssen sie ebenfalls eine Zugwir-

kung ausüben, um die Spaltung der Chromosomen der Länge nach herbeizuführen. Eine Theorie von sich im Protoplasma ablaufenden cyclischen Vorgängen, deren Folge die Zellteilung ist, ist für die Erklärung der hier angeführten Erscheinungen vollkommen unzureichend und es müssen dafür auch dynamische Kräfte herangezogen werden. Offenbar bestehen ähnliche Verhältnisse auch bei ziemlich allen anderen Objekten, deren Tatbestand die Grundlage der Fibrillentheorie gegeben hat.

Zur Mechanik der Kernteilung hat sich eine spezielle Umordnung der achromatischen Bestandteile der Zelle, des achromatischen Kerngerüstes, als notwendig herausgestellt; allem Anschein nach bekommen die Strahlen während der Erfüllung ihrer Aufgabe eine weitgehende Selbständigkeit, d. h. sie werden bis zu einem gewissem Grade unabhängig in der Zelle. *Die Fasern haben also eine gewisse Funktion zu erfüllen, welche auch mit Stoffanfwand verbunden ist*; deswegen brauchen sie auch eine Ernährung. Ich betrachte das Centriol als das Organ, das ihre Ernährung zu besorgen hat; an der chromatischen Natur desselben ist kaum zu zweifeln und zwar besteht es aus trophischem Chromatin und ist funktionell wohl mit einem Nucleolus zu vergleichen. Zugunsten dieser Annahme sprechen eine ganze Anzahl von Erscheinungen. Heben wir zuerst hervor, daß das Centriol meist mit der Ausscheidung des trophischen Chromatins (Chromidien) topographisch zusammenfällt (*Noctiluca*, *Actinosphaerium* usw.) und möglicherweise von ihm direkt geliefert wird. Es wurden bei den Metazoen auch nucleolusähnlich aussehende Centrosomen beschrieben, welche aus dem Kern stammen. Wir haben gesehen, daß das Chromatin zur Bildung aller Zellbestandteile verwendt wird; durch seine ernährende Funktion ist ihm auch hier eine wichtige Bedeutung beschieden.

Jetzt wird uns die Erscheinung, welche nach jeder Teilung eintritt und als Reduktion des Centrosoms bezeichnet wird, leicht verständlich. Gemäß seiner ernährenden Funktion ist es begreiflich, daß es (das Centrosom) mit der Ausbildung der Strahlung zur Kernteilung in Funktion tritt; das Centrosom muß die nötige Nahrung bilden, infolgedessen nimmt es auch bedeutend an Größe zn; es verändert oft auch seine Struktur und scheidet aus sich Chromatin aus, welches zur Nahrung der Strahlen dient. Nach der Kernteilung werden letztere rückgebildet; es tritt für das Centrosom eine Ruhepause ein, infolgedessen nimmt auch sein Volum ab, das ist seine Reduktion. Wir können das während der Teilung heran-

wachsende Centrosom mit dem Kern einer Drüsenzelle während der Sekretion vergleichen, welcber ebenfalls infolge der starken Funktion der Zelle bedeutend an Größe zugenommen hat; das Centrosom nach der Kernteilung ist mit dem Kernzustand einer Drüsenzelle nacb der Sekretion, d. h. während der Rnhe zn vergleichen. Ein schönes Beispiel von Centrosomenreduktion hat uns R. HERTWIG (1898) bei der Richtungscaryokinese von *Actinosphaerium* bescbrieben. Bei den Metazoen bat man diese Erscheinung überall beobacbtet; doch hat man ihre Bedeutung nicht ricbtig erkennen können. Von einer solchen Anffassung aus können die in Hinsicht seiner Größe und Struktur am Centrosom (Centriol) stattfindenden Veränderungen am besten verstanden werden. Als Beispiel führe ich nur *Zoogonus mirus* (GOLDSCHMIDT 1905) nnd *Thysanozoon* (SCHOCKAERT 1900—1901) an. wo das Centrosom mancbmal die Struktur eines Nncleolus bekommen kann (siehe GOLDSCHMIDT's Arbeit Fig. 23 Taf. 37).

Wir betrachten das Centrosom BOVERI's, welcbes aus einzelnen kleinen, mehr oder minder stark verdichteten und nm das Centriol berum gruppierten Körnchen bestebt als Produkt des Centriols selbst. Ans dem letzteren treten während der Kernteilung Chromatinkörnchen heraus, welche sich weiter anflösen nnd die Nahrung für die Spindelfasern liefern. Da die aus dem Centriol anstretenden Chromatinkörncben mehr oder minder lang erhalten bleiben, bildet ibre Gesamtheit das, was als Centrosom resp. Spbäre bezeichnet wird. Ich brancbe nnr anf die Ähnlicbkeit aufmerksam zu macben, welche zwischen dem Centriol samt seinem Centrosom einerseits nnd den nucleolenähnlichen, aus dem Caryosom (z. B. bei *Aggregata*) heraustretenden Chromatinkörnchen existiert. Von allen diesen Körnchen tritt das Chromatin in größerer Menge herans nnd bildet eine mehr oder minder dichte chromatische Ansammlung nm sich herum, welche an das Centrosom der Teilnngsspindel erinnert.

Das Centriol produziert, ähnlich einem Nucleolus, vielleicht in allen Fällen selbst Chromatin, was darans hervorgeht, daß es am stärksten entfaltet ist, wenn die Spindelbildung beginnt nnd überhaupt während der Kernteilnng, wo die Spindelfasern eine größere mechanische Arbeit zu leisten haben, welche mit einem großen Stoffverbrauch verbunden ist und infolgedessen anch eine Ernährung benötigen. Einen ähnlichen Gedanken glanbe ich von MEVES (1899) zn entnehmen, der die Vermntung ausspricht, daß die Centralkörper als Wachstums- oder Assimilationscentren fungieren könnten.

Es können aber auch solche Fälle vorkommen, wo ein Centriol fehlt; dann ist die für die Spindelfasern nötige Nahrnng in Form

von einem Centrosom, Dotterkern (Meerschweinchen nach Gurwitsch 1900), oder in Form einer stärkeren, diffusen Chromatinverdichtung an den Spindelpolen vorhanden, was man daran erkennen kann, daß letztere an ihren Spitzen die verschiedenen Chromatinfarbstoffe stärker behalten.

Daß das Centriol durch die Abgabe seiner Substanz an die Umgebung die strahlige Umordnung des Plasmas hervorrufen kann, ist in sehr hohem Maße wahrscheinlich; dies finden wir bei manchen *Aggregata*-Arten bestätigt, wo das Trophochromatin in Form chromatischer Fäden ins Plasma übertritt. Diese Fäden rufen bei ihrer Auflösung die strahlige Umordnnng des Plasmas hervor. Diese Betrachtungsweise gibt auch jener Theorie bis zu gewissem Grade recht, welche besagt, daß die bei der Mitose wirksamen Kräfte sich in den Gebilden befinden, welche in den Spindelpolen vorhanden sind. Nach dieser Theorie sind die Strahlungen als die erscheinende Wirkung eben dieser Kräfte zn betrachten. Doch mnß ich gleich hervorheben, daß meine Auffassung nicht viel Gemeinsames mit der Theorie Rhumbler's hat, welche die strahlige Umordnnng des Plasmas dadurch hervorgerufen wissen will, daß das Centriol quasi um der Strahlung willen von seiner Umgebung in größerer Menge Wasser entzieht. Bütschli nimmt ebenfalls an, daß das Centrosom aus dem nmgebenden Plasma Flüssigkeit aufnimmt und zum Teil chemisch bindet. Dadurch wird es der Mittelpunkt einer sich zusammenziehenden, verkleinernden Partie, die anf das übrige Plasma Zugkräfte ausübt und so eine Strahlung hervorruft. Nach meiner Vorstellung nimmt das Centriol aus seiner Umgebnng die nötigen Snbstanzen, welche von ihm zu Chromatin nmgearbeitet wird und in dem nenen Zustand wieder der Umgebung zurückgibt. Dieser Stoffwechsel kann die strahlige Umordnung des Protoplasmas hervorrufen, oder wenigstens begünstigen.

Außer der ernährenden Hauptfunktion, welche dem Centriol zukommt, hat es sehr oft anch als Stützpunkt für die Spindelfasern zn dienen, welche mechanische Leistnngen bei der Kernteilnng zu erfüllen haben, oder es kann oft selbst eine solche Fnnktion übernehmen. Eine Bestätigung dessen finden wir bei der Spermiogenese, wo es die Schwanzgeißel ans sich entstehen läßt; beim Eichhörnchen (van Mollé 1906), wo das Centriol außerdem noch den Spiralfaden des Schwanzes und den Ring liefert; ferner bei vielen Flagellaten, wo es direkt bewiesen ist, daß die Geißel samt ihrem Basalkorn (Blepharoplast) ein Derivat des Nucleolus (Caryosom, Binnenkörper) ist. Es waren zuerst Laveran und Mesnil, welche

den Blepharoplast als homolog dem Centrosom bei den Metazoen angesehen haben. Wir sehen ferner, daß alle Cilien der Ciliateninfusorien von je einem Basalkorn getragen werden, welche in mehrfacher Beziehung physiologisch mit dem Centriol zu vergleichen sind. Dieselben haben in erster Linie sicherlich die Ernährung der Cilien zu besorgen. Außerdem dienen sie noch als Stützpunkte derselben. Wir können aber für alle diese Körnchen kaum den Kern in dem Sinne für ihre Entstehung verantwortlich machen, daß spezielle Teile von seinem Chromatin sich direkt zur Oberfläche begeben, um zu Basalkörnchen zu werden, sondern es findet vielmehr eine Ausscheidung des nötigen Chromatins direkt aus dem Plasma statt, welches seinerseits aus dem Kern ausgewandert, jedoch für den ganzen Haushalt der Zelle bestimmt gewesen ist. Diese Erscheinung erklärt ihrerseits die Möglichkeit von Centriolen- resp. Centrosomenbildung bei der bereits mehrfach citierten künstlichen Parthenogenese.

Von botanischer Seite wird ebenfalls angegeben, daß das Centrosom bei den Lebermoosen außer seiner normalen auch eine blepharoplastische Rolle spielt. Bei den höheren *Hepaticae* fungiert das „Centrosom“ nur als Blepharoplast, ohne bei der Kernteilung die ihm für gewöhnlich zukommende Funktion zu erfüllen. Ähnlich stehen die Verhältnisse für das Blepharoplast nach IKENO (1906) auch bei den Myxomyceten. Bei den Gefäßkryptogamen und Gymnospermen verdankt das Blepharoplast dem Centrosom (Centriol) seine Entstehung.

Doch das beste Beispiel haben wir bei *Aggregata*, bei welcher sich eine ganze Reihe von Abstufungen von einem reinen Nucleolus (Caryosom) bis zu einem echten Centriol (Centrosom) feststellen läßt.

Literaturverzeichnis.

BALLOWITZ, E. (1907): Über den feineren Bau der Spermien der Turbellarien. Anat. Anz., Ergänzungsband zum 30. Bd. Verh. d. Anat. Gesellsch. auf der 21. Versamml. Würzburg p. 220—231.

BOLLES-LEE, A. (1897): Les cinèses spermatogénétiques chez Helix pomatia. La Cellule Bd. 13.

BOVERI, TH. (1900): Zellstudien. Heft 4: Über die Natur der Centrosomen. Jena.

— (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chemischen Substanz des Zellkernes. Jena.

BRANDT, K. (1885): Die kolonienbildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora. XIII. Monographie.

—: (1890): Neue Radiolarienstudien. Mitteil. d. Vereins Schleswig-Holstein. Ärzte Heft 12.

— (1905): Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 245—272 Taf. 11—14.

BRASIL, L. (1905a): Recherches sur la reproduction des Gregarines monocystidées. Arch. de Zool. expérimental et général (4) Bd. 3 p. 17—38 T. 2.

— (1905b): Nouvelles recherches sur la reproduction des Gregarines monocystidées. Arch. de Zool. expérimental (Ser. 4) Bd. 4 p. 69—99 T. 9—10.

— (1907): Recherches sur le cycle évolutif des selenidiidae. I. La schizogonie et la croissance des gametocytes chez Selenidium caulleryi n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 370—397 Taf. 15.

CARNOY, J. B. et LEBRUN, H. (1897—1903): La cytodiérèse de l'oeuf. La Cellule.

CAULLERY, M. et MESNIL, F. (1905): Recherches sur les Actinomyxidies. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 272—308 Taf. 15.

CLAYPOLE (1898): The embryology and ovogenesis of anurida maritima. Journ. of Morphology Bd. 14.

CUÉNOT, L. (1901): Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. Bd. 17 p. 581—652 Taf. 22—23.

DOFLEIN, F. (1900): Zell- und Protoplasmastudien. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14 p. 1—60 Taf. 1—4.

— (1901): Die Parasiten als Krankheitserreger. Jena 1901.

— (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. Hertwig, Suppl. I p. 250—293 Taf. 17—19.

DUBOSCQ, O. (1898): Recherches sur les Chilopodes. Arch. zool. expérimentale Bd. 6 (Serie III) p. 481—650 Taf. 31—37.

EBERTH, C. J. (1862): Über die Psorospermienschläuche der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11 p. 397—399 Taf. 33.

FICK, R. (99): Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. Nat. Ges. in Tübingen.

— (1905): Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Phys., Abt. f. Anat., Supplementband p. 179—228.

Flemming, W. (1891): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.

— (1896): Zelle. Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklg., Merkel-Bonnet, Bd. 6 p. 184—283.

— (1898): Morphologie der Zelle. Ibid. Bd. 7 p. 403—485.

Frenzel, J. (1885): Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24 p. 545—588 Taf. 25—27.

Galeotti, G. (1895): Über die Granulation in den Zellen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.

— (1897): Studio morphologico e cytologico della Volta del diencefalo in alcuni vertebrati. Rivista di Patolog. p. 483.

Garnier (1900): Structure et fonctionnement des cellules glandulaires séreuses Role de l'ergastoplasme dans la cecretion. Journ. d'anatomie Bd. 36 p. 22—98 Taf. 1—3.

Godlewski (1897): Über mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau.

Goldschmidt, R. (1902): Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

— (1904a): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

— (1904b): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 21 p. 1—100 Taf. 1—6.

— (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Ibid. Bd. 21.

— (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. Hertwig, Suppl. I p. 83—168 Taf. 5—9.

Goldschmidt, R. u. Popoff, M. (1906): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen und Metazoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 321—343.

Gross, J. (1906): Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 23 p. 269—337 Taf. 19—20.

Günther, K. (04): Über den Nucleolus des reifenden Echinodermeneies. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 19 p. 1—23 Taf. 1.

Haberland, G. (1904): Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.

Haecker, V. (1899): Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

Hamburger, C. (1904): Die Conjugation von Paramaecium bursaria Focke. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 199—239.

Hartmann, M. (1902): Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 15.

— (1906): Tod und Fortpflanzung. 37 Seiten. München.

— (1907): Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden.

Heidenhain, Max (1894): Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43 p. 423—758 Taf. 25—31.

Hermann, F. (1891): Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.

Hertwig, O. (1906): Allgemeine Biologie. Jena.

Hertwig, R. (1876): Zur Histologie der Radiolarien. 91 Seiten. 5 Taf. Leipzig 1876.

— (1879): Der Organismus der Radiolarien. 149 Seiten. 10 Taf. Jena 1879.

Hertwig, R. (1895): Über Centrosomen und Centralspindel. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München p. 41—59.

— (1896): Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. zum 70. Geburtstage C. Gegenbaur's.

— (1898a): Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München Heft 1.

— (1898b): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 19 p. 1—104 Taf. 1—8.

— (1899a): Encystierung und Kernvermehrung von Arcella vulgaris. Festschr. zum 70. Geburtstage von Kupffer p. 366—382 Taf. 37—39.

— (1899b): Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Anat. u. Physiol. zu München.

— (1899c): Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche von ungeschlechtlicher Fortpflanzung? Ibid. Heft 2 p. 1—12.

— (1902): Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. math.-physik. Klasse d. Akad. d. Wiss. zu München Bd. 32.

— (1903a): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München 1. Nov. 1902, 19. Mai 1903.

— (1903b): Eireifung und Befruchtung. Hertwig's Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere p. 477—568. Jena.

— (1903c) Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23.

— (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschrift f. Haeckel p. 302—354 Taf. 9—11. Jena.

— (1905): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. zool. Ges. in Breslau p. 186—214.

Hofer, B. (1889): Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. Bd. 24 N. F. 17 p. 1—72 Taf. 1.

Ikeno (1906): Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. Flora Bd. 45 p. 538—542.

Ishikawa, C. (1891): Vorläufige Mitteilung über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. Zool. Anz. Bd. 14 p. 12—14.

— (1894): Studies of reproductive elements. II. Noctiluca miliaris Sur., its division and sporformation. Journ. Coll. Sc. university Tokyo Bd. 6 p. 297—336 Taf. 9—14.

Issakówitsch, A. (1906): Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69 p. 223—244.

Jacquemet, M. (1903): Sur la systématique des Coccidies des Céphalopodes. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 190—194.

Joseph, H. (1903): Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien Bd. 14 p. 1—8 Taf. 1—3.

Keuten, J. (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60 p. 215—235 Taf. 11.

Klaatsch, H. (1895): Über Kernveränderungen im Entoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. Morph. Jahrb. Bd. 23 p. 142—144.

Kloss, H. (1855): Über Parasiten in der Niere von Helix. Abh. d. Senckenb. nat. Ges. Bd. 1 p. 189—213 Taf. 15—16.

Kolzoff, N. K. (1905): Studien über die Gestalt der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67 p. 364—573 Taf. 25—29.

Korschelt, E. (1895): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60 p. 543—688 Taf. 28—33.

— (1896): Über Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47 p. 550—569 Taf. 29.

— (1896): Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ibid. Bd. 47 p. 500—549 Taf. 26—28.

— (1897): Über den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ibid. Bd. 49 p. 798—803.

Korschelt, E. u. Heider (1902): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.

Kuschakewitsch, S. (1907): Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmes. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. Hertwig, Suppl. I p. 202—249 Taf. 13—16.

Labbé, A. (1896): Recherches sur les Coccidies. Arch. d. Zool. Ser. 3 Bd. 4 p. 517—654 Taf. 12—18.

Lams, M. et Doorme, J.: Nouvelles recherches sur la maturation et fécondation de l'œuf des Mammifères. Arch. de Biol. Bd. 23 p. 259—365 Taf. 9—11.

Launoy, L. (1903): Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécretion. Ann. d. Sc. nat. Zool. et Paleont. Bd. 18 p. 1—224 Taf. 1—2.

Lecaillon (1901): Recherches sur l'ovaire des Collemboles. Arch. d. Anat. micr. Bd. 4.

Léger, L. (1898): Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espéces nouvelles. Bull. du Mus. d. Marseille Bd. 1 p. 1—52 Taf. 1—4.

— (1901): Sur une nouvelle Grégarine des Pinnothères des Moules. Compt. rend. Ac. d. Sc. d. Paris.

— (1904): La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 303—357 Taf. 13—14.

Léger, L. et Duboscq, O. (1902): Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. d. Parasit. Bd. 6 p. 377—473 Taf. 2—6.

— — (1903a): Aggregata vagans n. s. Grégarine gymnosporée Parasite des Pagures. Arch. d. Zool. Notes et revices Ser. 4 Bd. 1 p. CXLI—CLI.

— — (1903b): La reproduction sexuée chez Pterocephalus. Ibid. p. CXLI—CLI.

— — (1904): Nouvelles récherches sur les Grégarines et l'epithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 335—383 Taf. 13—14.

— — (1906a): Sur l'évolution des Gregarines gymnosporées des crustacées. C. R. Ac. d. Sc. d. Paris.

— — (1906b): L'évolution d'une Aggregata de la seiche chez le Portunus depurator. C. R. d. Sc. d. Soc. de Biol. Bd. 6.

— — (1907): L'évolution nucléaire du schizonte de l'Aggregata eberthi. C. R. d. Ac. d. Sc. Paris.

Lieberkühn, N. (1854): Über die Psorospermien. Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 1—2 p. 1—24.

Loeb, J. (1899): Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 8 p. 689—693.

Lubosch, W. (1901): Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jen. Zeitschr. N. F. Bd. 30.

LUBOSCH, W. (1902): Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolen und die Erscheinungen der Dotterbildung. MERKEL's und BONNET's Ergebnisse Bd. 9 p. 709—783.

LÜHE, M. (1900): Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. 100 Seiten. Jena.

— (1903): Die Coccidienliteratur der letzten vier Jahre. Zool. Centralbl. Bd. 10 p. 617—661.

— (1904): Bau und Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 88—198.

— (1906): Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. Handbuch d. Tropenkrankh. Bd. 3 p. 69—268.

McGILL, K. (1906): The behavior of the Nucleoli during Oogenesis of the Dragon-fly with especial Reference to synapsis. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 23 p. 207—230 Taf. 13—17.

MALSEN, H. Freiherr von (1906): Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69 p. 62—100 Taf. 2.

MARSHALL, WM. S. and VORHIES, C. T. (1906): Cytological studies on the spinning glands of Platyphylax designatus WALKER (Phryganid). Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 23 p. 397—420 Taf. 20—21.

MEAD, A. D. (1897): The origin of eggcentrosomes. Journ. of Morph. Bd. 12.

MENCL, E. (1906): Einige Beobachtungen über die Roncoronischen Fibrillen der Nervenzellkerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68 p. 527—539 Taf. 35.

MERCIER, L. (1906): Contribution à l'étude du developpement des spores chez Myxobolus pfeifferi. Compt. Rend. Soc. Biol. d. Paris Bd. 60 p. 763—764.

MEVES, FR. (1897): Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48 p. 573—578 Taf. 26.

— (1901): Struktur und Histogenese der Spermien. MERKEL und BONNET's Ergebnisse Bd. 11 p. 437—516.

MINGAZZINI, P. (1892a): Contributivo a la conescenza dei Coccidi. Atti R. Accad. Lincei ser. V Bd. 1 p. 175—181.

— (1892b): Ciclo evoluto della Benedenia octopiana. Ibid. p. 218—222.

— (1892c): Nuove specie di sporozoi. Ibid. p. 376—462.

— (1894): Contributo alla conscenza degli sporozoi. Mem. Labor. Anat. norm. Roma Bd. 3 p. 31—85 Taf. 1—3.

MONTGOMERY (1899): Comparative cytological studies, with especial reference to the morphology of the nucleolus Jorn. of Morphol. Bd. 15.

MOROFF, TH. (1906a): Sur les prétendus coccidies des Cephalopodes. C. R. Ac. d. Sc. d. Paris.

— (1906b): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 17—51 Taf. 2.

— (1906c): Bemerkungen über den Kern der Aggregata. Zool. Anz. Bd. 31 p. 72—78.

— (1907): Nucleolen, Caryosom und ihre Funktion. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 21 Nr. 6.

MOROFF, TH. u. FIEBIGER, J. (1905): Über Eimeria subepithelialis. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 166—174 Taf. 8.

NERESHEIMER, E. (1907): Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. f. Protistenk., Festschr. f. R. HERTWIG, Suppl. I p. 1—42 Taf. 1—3.

OBST, P. (1899): Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66 p. 161—213 Taf. 12—13.

OGATA (1883): Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. Physiol. p. 405.

Paschen (1904): Zur Frage der Vaccinenkörperchen bei der Revaccination. Biol. Abt. d. ärztl. Vereins Hamburg 5. März 1904. Münch. med. Wochenschr. 1904.
Paulcke (1900): Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14.
Peter, K. (1898): Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53 p. 180—211 Taf. 10.
Popoff, M. (1907a): Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70 p. 43—129 Taf. 4—8.
— (1907b): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. Hertwig, Suppl. I p. 43—82 Taf. 4.
Prandtl, H. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 229—259 Taf. 9—10.
— (1907): Die Entwicklung von Allogromia sp. Ibid. Bd. 9 p. 1—22 Taf. 1.
Prowazek, S. (1902): Zur Entwicklung der Gregarinen. Ibid. Bd. 1 p. 297—305.
— (1904a): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 20 p. 540—552.
Prowazek, S. (1904b): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Bd. 21 p. 1—41 4 Taf.
— (1907a): Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 23—33.
— (1907b): Ein Beitrag zur Genese des Pigments. Zool. Anz. Bd. 31 p. 863.
Raabes, O. (1900): Zur Kenntnis der Eibildung bei Rhizotrogus solstitialis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67 p. 340—348 Taf. 19.
Reinke, Fr. (1894): Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43 p. 377—422 Taf. 22—24.
Rückert, J. (1892): Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7 1892.
Schaudinn, F. (1895): Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59 p. 191—233 Taf. 14—15.
— (1895a): Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitz.-Ber. d. Ges. nat. Freunde Berlin Nr. 5 p. 87—97.
— (1895b): Die Teilung von Amoeba binucleata Gruber. Ibid. p. 130—141.
— (1896): Über das Centralkorn der Heliozoen. Ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. zu Bonn p. 113—136.
— (1896a): Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin p. 31—41.
— (1896b): Über die Copulation von Actinophris sol. Ibid. p. 83—89.
— (1899): Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi. Anh. z. d. Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.
— (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 13 p. 197—292 Taf. 13—16.
— (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolitica. Arb. a. d. k. Gesundheitsamte Bd. 18 p. 378—416 Taf. 13—14.
— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Ibid. Bd. 19 p. 547—576.
— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaeta. Ibid. Bd. 20 p. 387—439.
— (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. deutsch. zool. Ges.
Schellack, C. (1907): Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida. Zool. Anz. Bd. 31 p. 283—290.

Schneider, A. (1875a): Note sur la psorospermie oviform du Poulpe. Arch. Zool. Bd. 4 p. XL—XLV.

— (1875b): Notes sur les rapports des psorospermies oviformes aux véritables Grégarines. Arch. Zool. Bd. 4 p. XLV—XLVII.

— (1883): Nouvelles Observations sur la sporulation de Klossia octopiana. Ibid. Bd. 1 Ser. 2 p. 78—104 Taf. 8—9.

— (1886): Coccidies nouvelles ou peut connues. Tabl. zool. Bd. 1.

— (1892): Le cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur Pfeiffer; Coccidies nouvelles ou peu connues etc. Ibid. Bd. 2.

Schneider, K. C. (1902): Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.

Schnitzler, H. (1905): Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 309—334 Taf. 16—17.

Schockaert, R. (1901/02): L'ovogénèse chez Thysanozoon brochi. Cellule Bd. 18, 20.

Schuberg, A. u. Kunze, W. (1906): Über eine Coccidienart aus dem Hoden von Nephelis vulgaris (Herpobdella atomaria). Orcheobius herpobdelae n. g. u. sp, Verh. deutsch. zool. Ges. p. 233—250.

Seeliger, O. (1900): Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67 p. 361—400 Taf 21—23.

Siedlecki, M. (1898): Etude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche. Ann. de l'Inst. Pasteur Bd. 12 p. 799—836.

— (1899a): Etude cytologique et cycle evolutif de l'Adelea ovata. Ibid. Bd. 13 p. 167—192.

— (1899b): Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. d. l'Accad. sc. de Cracovie.

— (1901): Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les grégarines. Arch. d'Anat. micr. Bd. 4 p. 87—100.

— (1902): Cycle evolutif de la Caryotropha mesnili. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau p. 561—568.

— (1903): Quelques observationes sur la role des amibocytes dans le Coelom d'un annelide. Ann. d. l'Inst. Pasteur Bd. 17.

— (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. d. l'Ac. des Sc. Cracovie.

Smith, G. (1906): Note on a Gregarine (Aggregata inachi n. sp.) etc. Mitt. a. d. Zool. Station Neapel Bd. 17 p. 406—410 Taf. 26.

Steuer, A. (1903): Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Kanal Grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 126—137.

Statkewitsch, P. (1905): Zur Methodik der biologischen Untersuchung über die Protisten. Ibid. Bd. 5 p. 17—40.

Tönniges, C. (1901): Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71 p. 328—358 Taf. 19—20.

Vahlkampf, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax etc. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 p. 167—221 Taf. 7—8.

Van der Stricht (1904): La structure de l'œuf des Mamifères. Première Partie L'oocyte au stade de l'accroissement. Arch. d. Biol. Bd. 21.

Van Mollé, J. (1906): La spermiogénèse dans l'ecureuil. La Cellule Bd. 23 p. 1—52 Taf. 1—2.

Vejdovský, F. u. Mrázek, A. (1903): Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am Rhynchelmis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62 p. 431—579 Taf. 19—24.

Verworn, M. (1905): Allgemeine Physiologie. Jena.

Vigier, P. (1900): Le Nucléole. Morphologie-Physiologie p. 1—114 Taf. 1. Paris 1900.
— (1900a): Notes sur le rôle du nucléole dans la sécrétion. Société de Biologie 1900.
Von Kostanecki, K. u. Siedlecki, M. (1896): Über das Verhalten der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48 p. 181—273 Taf. 9—10.
Wassilieff, A. (1902): Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. 22 p. 752—772.
— (1907): Die Spermatogenese bei Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70 p. 1—42 Taf. 1—3.
Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. Hertwig, Suppl. I p. 169—201 Taf. 10—12.
Weismann, A. (1892): Das Keimplasma.
— (1904): Vorlesungen über Descendenztheorie. Jena.
Wilson (1900): The cell in development and Inheritance New York.
Winiwarter, H. von (1901): Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Arch. d. Biol. Bd. 17 p. 33—200 Taf. 3—7.
Yatsu, Naohide: The formation of centrosomes enucleated egg-fragments. Journ. of exper. Zool. V. 2 1905 p. 287—312.
Zarnik, B. (1907): Über eine neue Ordnung der Protozoen. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg Jahrg. 1907.
Zuelzer, M. (1904): Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Car. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 239—295 Taf. 10—12.

Tafelerklärung.

Fig. 1—3. Junge Parasiten von *Aggregata légeri*, bei welchen außer dem neugebildeten Caryosom noch das vom Merozoitenkern übrig gebliebene Chromatin zu sehen ist. 1500 : 1.

Fig. 4. Ein etwas älteres Stadium, in welchem der Kern beträchtlich herangewachsen ist; primäre Chromatinkörnchen nicht mehr zu sehen. 1500 : 1.

Fig. 5. Halberwachsener Parasit derselben Art. 1000 : 1.

Fig. 6. Der Kern allein von einem etwas älteren Stadium; das Caryosom in starker Tätigkeit. 1200 : 1.

Fig. 7. Der Kern allein von einem jüngeren Stadium, aus welchem die Tätigkeit des Caryosoms ersehen werden kann. 1000 : 1.

Fig. 8. Der Kern von einem erwachsenen Parasiten. Kombiniert nach drei hintereinanderfolgenden Schnitten; der größte Teil des Caryosoms gezeichnet. 750 : 1.

Fig. 9. Ein Stück des Caryosoms stärker vergrößert. 1500 : 1.

Fig. 10. Kern eines erwachsenen Parasiten, bei dem die Differenzierung der Geschlechtssubstanz begonnen hat. 800 : 1.

Fig. 11. Ein Teil vom Kern mit einem Teil des Caryosoms, bei dem die Ausströmung der chromatischen Substanz aus dem Caryosom in Form schlierender Fäden gesehen werden kann. 1000 : 1.

Fig. 12. Kernanschnitt, das Geschlechtschromatin gerade im Begriff sich zu einem Zopf zu verdichten. 1000 : 1.

Fig. 13. Oberflächenanschnitt des Kernes; zwei Schnitte hintereinander kombiniert. Die Konzentrierung des Chromatins in Form eines Bündels noch weiter vorgeschritten. 1000 : 1.

Fig. 14. Ein Schnitt durch das ganze Tier. 400 : 1.

Fig. 14a. Kern mit getrenntem Geschlechts- und Trophochromatin. 1000 : 1.

Fig. 15. Kern; das Geschlechtschromatin ein festeres Bündel bildend. 900 : 1.

Fig. 16. Kern; das Geschlechtschromatin fängt an, sich an einer Stelle zusammenzuziehen. 1300 : 1.

Fig. 17. Kernanschnitt. Zwei Caryosomstücke und das Geschlechtschromatin in Form eines unregelmäßigen Netzwerkes. 900 : 1.

Fig. 18. Die erste Spindel mit dem stark in Zerfall begriffenen Überrest des Kernes. 1000 : 1.

Fig. 19. Ein Teil des Parasiten mit der ersten Spindel, der Kern aufgelöst. 1000 : 1.

Fig. 20. Parasit mit vorgeschrittener Kernteilung. 600 : 1.

Fig. 21. Schnitt durch einen männlichen Parasiten. Der Kern gerade in Teilung begriffen. 800 : 1.

Fig. 22. Ein Stück vom Parasiten. ♂ Zwei Tochterkerne gerade in Teilung begriffen. 1200 : 1.

Fig. 23. Merozoit von *Aggregata spinosa*. 2000 : 1.

Fig. 23a. Kern von derselben Art mit Caryosom; lebend gezeichnet. 750 : 0.

Fig. 24. Ein Teil des Parasiten mit dem Kern. Geschlechtschromatin in Form eines Bündels; das Trophochromatin wandert in Form einer Chromatinwolke aus. 750:0.

Fig. 25. Ein Stück vom Parasiten in dem Perlenstadium; die Sporoblasten ragen mammellenförmig hervor; lebend gezeichnet. 1800:1.

Fig. 26. Ein Schnitt durch den männlichen Parasiten. Der Kern in Teilung begriffen. 550:1.

Fig. 27. Ein Teil der Tochterkerne in Teilung. (♂) Tier weit vorgeschrittenes Stadium. 2000:1.

Fig. 28—29. Die vorletzte und die letzte Teilung, nach welchen die definitiven Spermatidenkerne gebildet werden. 2000:1.

Fig. 30. Der soeben gebildete Spermatidenkern. 1800:1.

Fig. 31. Spermatidenkern, dessen Chromatinkörnchen sich etwas verlängert haben und zur Bildung eines Spiremfadens miteinander in Verbindung treten. 1800:1.

Fig. 32. Der Chromatinfaden des Kernes hat sich verkürzt und ist dicker geworden. 1800:1.

Fig. 33. Der männliche Kern auf dem Wege der Umwandlung zur Bildung des Spermatiden. 2250:1.

Fig. 33a. Junger Spermatid mit den beiden Geißeln. 2250:1.

Fig. 34. Junger Spermatid. 2000:1.

Fig. 35. Halberwachsene Spermatiden auf dem Restkörper aufsitzend; lebend gezeichnet. 2000:1.

Fig. 36—37. Entwicklungsstadien der Spermatiden. 3000:1.

Fig. 38. Vollkommen entwickelter Spermatid gerade im Begriff sich vom Restkörper abzulösen. 3000:1.

Fig. 39a—c. Querschnitte vom Spermatiden. a vordere Hälfte, b in der Mitte und c hintere Hälfte. 2500:1.

Fig. 40. Junges Stadium des Spermatiden von *Aggregata légeri*. 2250:1.

Fig. 41a u. b. Etwas weiter vorgeschrittene Stadien. 2250:1.

Fig. 42a u. b. Ein Stadium von der Entwicklung desselben Spermatiden. a der Kern bei höherer, b der Kern bei tieferer Einstellung gezeichnet. 2250:1.

Fig. 43. Ein Entwicklungsstadium des Spermatiden. 2250:1.

Fig. 44. Kern von *Aggregata reticulosa*. 750:1.

Fig. 45. Der ganze Parasit derselben Art. Das Trophochromatin in Form von Fäden aus dem Kern austretend. 750:1.

Fig. 46. Ganzer Parasit. Der Kern in Teilung begriffen; die Auswanderung des Trophochromatins setzt weiter fort. 700:1.

Fig. 47. Kern von *Aggregata jacquemeti*. 1200:1.

Fig. 48. Querschnitt durch den weiblichen Parasit. Der Kern in Teilung begriffen. 750:1.

Fig. 49. Der über die Oberfläche hervorspringende Spindelkegel, stärker vergrößert. 2500:1.

Fig. 50. Männlicher Parasit. Der Kern in Teilung begriffen. Centriolen mit bis zum Kern verlaufenden Strahlungen. 750:1.

Fig. 51. Kerne aus späteren Stadien der Kernvermehrung. 1200:1.

Fig. 52. Kernteilungen der männlichen Parasiten. 1200:1.

Fig. 53. Kernteilungen von *Aggregata* sp.? 1800:1.

Fig. 54. Sporoblasten von *Aggregata* sp.?, welche sich noch nicht losgelöst haben (Perlenstadium). 1800:1.

Fig. 55. Kernteilungen von *Aggregata* sp.? 1800 : 1.

Fig. 56. Spindelbildung bei dem weiblichen Parasiten von *Aggregata labbéi* n. sp. 800 : 1.

Fig. 57. Die erste Kernteilung von *Aggregata labbéi* (♂?). 800 : 1.

Fig. 58. Kernanschnitt von *Aggregata schneideri*; einige Teile vom Caryosom; das Geschlechtschromatin haarwickelförmig zusammengezogen; außerdem ist eine zarte Plasmastrahlung zu sehen. 900 : 1.

Fig. 59. Die erste Spindel (Kernteilung) von *Aggregata schneideri*. 1000 : 1.

Fig. 60—61. Soeben in den Darm von *Sepia* eingedrungene Merozoiten. 60 in frischem Zustande gezeichnet, 61 in gefärbtem Zustande gezeichnet.

Fig. 62—63. Junge Parasiten von *Aggregata eberthi*. Die Bildung des Caryosoms.

Fig. 64. Junger Merozoit derselben Art in die Wirtszelle eingedrungen; der Kern der letzteren bereits in Hypertrophie.

Fig. 65. Junger Parasit von *Aggregata eberthi*.

Fig. 66 a u. b. Dasselbe Stadium im Leben gezeichnet.

Fig. 67. Der Kern eines mittelstark erwachsenen Parasiten von *Aggregata arcuata* (?).

Fig. 68. Caryosom von *Aggregata arcuata* (?), seine innere Partie in Auflösung begriffen.

Fig. 69. Ein Teil von *Aggregata arcuata*. Der Kern zur Oberfläche gerückt: stark acidophil.

Fig. 70. Ein Teil von *Aggregata arcuata* (?). Der Kern in Teilung begriffen, stark zerdehnt. Kern acidophil.

Fig. 71. Ein Teil von *Aggregata arcuata*. Der Kern bereits in einige Stücke zerfallen, welche ihrerseits in Teilung begriffen sind. Kern acidophil.

Fig. 72. Ein Schnitt durch *Aggregata arcuata* mit vielen Kernen an der Peripherie, von welchen einige in Teilung begriffen sind; ausschließlich acidophil.

Fig. 73. Kern von *Aggregata eberthi*.

Fig. 74. Ein Teil von *Aggregata eberthi* mit dem Kern; etwas weiter fortgeschrittenes Stadium.

Fig. 75. Der Kern von *Aggregata eberthi*.

Fig. 76. Schnitt durch *Aggregata minima* mit zur Oberfläche hingerücktem Kern.

Fig. 77. Teil von *Aggregata eberthi* (?) mit dem Kern; im letzteren ist die Bildung der ersten Spindel zu sehen.

Fig. 78. Ein Teil von *Aggregata eberthi* mit dem Kern, worin die erste Spindel bereits vollkommen ausgebildet ist.

Fig. 79. Schnitt von *Aggregata* sp. (?) mit dem ersten Spindelkern. Soeben aufgelöst.

Fig. 80. Oberflächenanschnitt von *Aggregata frenzeli*, in welchem die erste Spindel getroffen ist.

Fig. 81—82. Fortgeschrittene Kernteilungen von *Aggregata eberthi*.

Fig. 83. Kernteilung von *Aggregata eberthi*.

Fig. 84. Schnitt von *Aggregata arcuata*. Kern zur Oberfläche verjüngt, eine starke Strahlung im Plasma hervorrufend.

Fig. 85. Vorgeschrittene Kernteilungen von *Aggregata mamillana* mit sehr schön ausgebildeten Centriolen und deutlichen Strahlungen.

Fig. 86. Ausgebildete Sporoblasten von *Aggregata mamillana*, welche sich bald ablösen werden.

Fig. 87. Teil von *Aggregata* sp. (?) mit dem sich zur Teilung anschickenden Kern.

Fig. 88. Schnitt durch *Aggregata* sp. (?).

Fig. 89. *Aggregata eberthi* (?). Kernteilungen.

Fig. 90. *Aggregata eberthi*, nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 91. *Aggregata arcuata*.

Fig. 92. Sporoblast von *Aggregata légeri*.

Fig. 93—94. Kernteilung in der Sporocyste von *Aggregata légeri*.

Fig. 95. Sporoblast von *Aggregata spinosa*.

Fig. 96. Sporocyte von *Aggregata spinosa*.

Fig. 97—98. Sporen von *Aggregata spinosa*, lebend und gefärbt gezeichnet.

Fig. 99. Sporocyste von *Aggregata octopiana*.

Fig. 100. *Aggregata jacquemeti*; Befruchtung (?), Kernteilung (?).

Fig. 101. Sporoblast von *Aggregata jacquemeti*; erste Kernteilung (Spindel).

Fig. 102 a—c. Sich soeben losgelöste Sporoblasten von *Aggregata arcuata*.

Fig. 103 a—c. Sporozoiten von *Aggregata spinosa*, nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 103 d—e. Sporozoiten von *Aggregata spinosa*, nach Präparaten gezeichnet.

Le *Tintinnidium inquilinum.*

Par

E. Fauré-Fremiet (Paris).

(Travail du laboratoire de cytologie de l'école des Hautes Etudes au Collège de France.)

(Avec planche XII et 11 figures dans le texte.)

O. F. Müller décrivit en 1786 sous le nom de *Trichoda inquilinus* un petit Infusoire à tourbillon habitant un fourreau mince et long avec lequel il nageait librement dans la mer Baltique. Lamarck (1815—19) nomma cette espèce *Vaginicola inquilina.* Disons tout de suite qu'il fit erreur sur ce point. Le *Trichoda inquilinus,* d'après le dessin bien incomplet et la courte description de Müller semble se rapporter à quelque Tintinnoïdien à long fourreau tel que *Tintinnus subulatus* Ehrenberg ou *Cyttarocyclis gigantea* Drygalsky.

Ehrenberg (1838) nomma l'espèce décrite par Müller *Tintinnus inquilinus,* et l'homologua avec deux formes trouvées par lui à Kiel et à Copenhague et auxquelles il donna ce nom. Ces deux formes constituaient en réalité deux espèces distinctes et nouvelles, dont l'une est sans doute le curieux Infusoire qui fait l'objet de cette étude. Le *Tintinnus inquilinus* observé par Ehrenberg à Copenhague en 1833 est un Tintinnoïdien dont le corps, large et conique, porte à sa partie supérieure un vaste péristome, et se termine à sa partie inférieure par un mince pédicule contractile qui vient se fixer au fond du fourreau. Celui-ci est large, cylindrique, hémisphérique à sa base. Cet Infusoire nageait toujours librement dans les eaux du port de Copenhague; d'après tous ces caractéres, il appartient incontestablement au genre *Tintinnus* et doit être nettement distingué

de la forme observée à Kiel en 1830—32 par le même Antenr. Celle-ci comprend des individus de forme allongée et cylindro-coniqne, dont l'extrémité supérieure porte un péristome bien développé et dont l'extrémité inférieure se termine par un mince pédicule contractile à peu près aussi long que le corps pendant l'extension; ce pédicnle, au lieu de se fixer à la base dn fourreau comme dans l'espèce précédente, se fixe snr la paroi latérale de celui-ci. Le fourreau est mince, cylindrique; il se rétrécit très légèrement dans sa région antérieure, puis se tronve assez brusquement tronqné au dessous de la région où se fixe le pédicule. A l'encontre de ce qui caractérise le *Tintinnus inquilinus*, ces Infnsoires étaient toujonrs fixés sur des algues par la base de leur fourreau. Ce caractère les distingue des *Tintinnus* proprement dit qui sont essentiellement libres.

Dujardin (1841) décrit la forme de Kiel sous le nom de *Vaginicola inquilina* Lamarck. Le „corps est ovoïde, urcéolé, long de 0,03 (30 μ), fixé latéralement par un pédicule contractile dans nn fourreau diaphane, cylindrique, long de 0,10 (100 μ) et large de 0,02 (20 μ)". Dujardin ajoute quelques détails à cette conrte diagnose. Il a trouvé la *Vaginicola inquilina* à Cette, dans l'eau de mer, fixée sur des Algues en grande abondance. Le pédicule contractile égale une fois et demie la longueur dn corps et s'insère latéralement au quart inférieur du fourreau. Deux dessins, très exacts, sinon très complets, montrent le péristome circulaire avec un cercle de cils vibratiles puissants et donnent un intéressant détail sur la contraction du pédicule; on voit en effet qu'une des faces du corps se contracte beaucoup plus que les autres, qu'un renflement apparait à la base du pédicule, et que celui-ci peut former des boucles dans le reste de sa longueur. Le fourreau, enfin, a été trés bien décrit et figuré par Dujardin; il est très mince et transparent, de forme allongée, à peu près cylindrique, un peu rétréci à sa base pnis brusquement tronqué (voir fig. 1 et pl. XII fig. 1). Cette description est parfaitement d'accord avec celle de Ehrenberg et il n'est pas douteux que le *Tintinnus inquilinus* de Kiel et la *Vaginicola inquilina* de Cette ne soient une seule et même espèce. Mais Dujardin ne connaissait pas exactement la disposition dn péristome des Vorticellides, c'est pourquoi il put classer cet Infusoire à côté des *Vaginicola* auxquelles il ne ressemble que superficiellement.

Claparède et Lachmann (1858—59) décrivent sous le nom de *Tintinnus inquilinus* nn Tintinnoïdien dont le corps allongé et conique porte un péristome bien développé à une extrémité, tandis

que l'autre s'effile en un mince pédicule souvent inséré sur le côté du fourreau; celui-ci est long de 80 à 112 μ et large de 25; il est exactement cylindrique dans la plus grande partie de sa longueur, mais la région postérieure est conique, puis brusquement tronquée. Cette espèce vit librement dans le fjord de Bergen et dans les eaux de Gleswar près Sartoröe (côte occidentale de Norwege). Claparède l'homologue à l'espèce fixée décrite par Ehrenberg et Dujardin, tout en déclarant qu'un *Tintinnus* est toujours libre. Le *Tintinnus inquilinus* de Claparède et Lachmann ne correspond pas au *Vaginicola inquilina* de Dujardin, mais il est difficile de dire s'il est identique au *Tintinnus inquilinus* de Copenhague.

Savile Kent (1880—82) décrit clairement le *Tintinnus inquilinus* des côtes de Norwege et crée le genre *Tintinnidium* pour les Tintinnoïdiens fixés. Ce genre comprend trois espèces: le *T. fluviatilis* de Stein, le *T. semi-ciliatum* de Sterki et le *T. marinum* S. Kent, qui représente sans aucun doute la forme fixée du *Tintinnus inquilinus* de Ehrenberg et la *Vaginicola inquilina* de Dujardin.

Daday (1886) dans son importante Monographie des Tintinnoïdiens a minutieusement étudié le *Tintinnus inquilinus*. C'est un Infusoire irrégulièrement cylindro-cônique dont le péristome circulaire porte une série de membranelles; le centre de ce péristome est excavé et sur le côté se trouve la bouche. Le noyau est fragmenté en quatre masses sphériques renfermant des granules; la vésicule excrétrice est à la partie inférieure du corps, qui s'amincit pour former le pédicule; enfin quatre lignes ciliaires partent du péristome et vont jusqu'à la partie inférieure du corps, décrivant quatre spirales allongées. Le pédicule contractile présente un renflement à sa base et va se fixer sur le fourreau au quart inférieur de celui-ci. Le fourreau est cylindrique dans la plus grande partie de sa longueur, mais dans la région inférieure il devient conique, puis se trouve brusquement tronqué; il mesure entre 88 et 108 μ de long, 24 et 40 μ et 18 et 38 μ de large selon la nature des exemplaires. Ce *Tintinnus* n'est pas fixé par sa base, mais il est souvent attaché latéralement à des algues microscopiques. Cet Infusoire très caractéristique a été vu récemment par Chatton, en 1906, dans le plankton au large de Roscoff. Il semble correspondre au *Tintinnus inquilinus* de Claparède et Lachmann et mérite assurément de garder cette dénomination, tandis qu'il semble différer de l'espèce de Kiel et de celle de Dujardin.

René Sand (1897) décrit sous le nom de *Nematopoda cylindrica* un Infusoire péritriche marin qu'il croit voisin des *Cothurnia*. „Le

corps a la forme d'un tonneau dont les deux bases seraient légèrement convexes. L'une, la base libre (tournée vers l'extrémité libre de la loge) porte la couronne héliçoïdale de cils péribuccaux, caractéristique de tous les Hypotriches. L'autre, la base fixée (tournée vers l'extrémité fixée de la loge) donne insertion aux deux branches terminales du pédoncule.“ ... „La structure du corps et des organes, la disposition des cils, sont celles de tous les Vorticelliens.“ ... „Le pédoncule est un filament mince, inséré d'une part par deux courtes branches divergeant à angle droit au centre de la base fixée du corps, d'autre part à la partie cylindrique de la loge, à l'union des quatre premiers cinquièmes avec le dernier.“ ... „Le pédoncule, tendu raide lorsque la couronne adorale est en mouvement, se courbe en anses, en boucles, lorsque l'animal est inquiété, rétractant le corps jusqu'à ce que l'extrémité fixée de celui-ci arrive à proximité du point d'insertion du pédoncule. Ce mode de reploiement du pédoncule est tout à fait caractéristique et propre au *Nematopoda.*“ ... „La loge a la forme d'un cylindre creux, ouvert à une base que nous appellerons l'extrémité libre par opposition à l'autre base, l'extrémité fixée, fermée par un disque continu avec la loge et fixé à l'algue par toute sa surface.“

J'ai tenu à citer textuellement René Sand; malgré les excellentes observations que renferme son travail, cet auteur n'a pas évité l'erreur de Dujardin. Et pourtant, l'examen des figures publiées par Sand montre vite que le Nematopoda se rapproche bien plus des Tintinnoïdiens que des Vorticelliens, et qu'il est même de tout point identique au *Tintinnidium marinum* de Kent ou plus exactement au *Tintinnidium inquilinum* de la baie de Kiel ou de la baie de Cette. Ses dimensions sont: longueur du corps = 40 μ; largueur = 20 μ; longueur de la coque = 90 μ; largeur = 28 et 10 μ. Ces dimensions sont sensiblement voisines de celles notées par Dujardin.

Je résumerai cette étude historique en disant qu'il existe d'une part un *Tintinnus inquilinus* qui comprend lui même deux formes distinctes: celle observée par Ehrenberg à Copenhague et caractérisée par une coque à fond hémisphérique, et celle observée par Claparède et Lachmann, par Daday et par Chatton, caractérisée par un fourreau cylindrique, ouvert au deux bouts, dont l'extrémité postérieure, d'abord conique, est brusquement tronquée; cette forme libre peut se fixer plus ou moins à des algues microscopiques. D'autre part, le *Tintinnidium inquilinum* observé par Ehrenberg à Kiel, par Dujardin à Cette et par René Sand à Roscoff, caractérisé par une

loge cylindrique à extrémité inférieure tronc-cônique mais fixée par cette même partie inférieure à des algues filamenteuses.

Grâce à l'obligence de M. P. de Beauchamp qui m'a très aimablement communiqué de l'eau saumâtre provenant des marécages de Socoa près de St Jean de Luz, et que je suis heureux de remercier ici, j'ai pu étudier cette forme avec quelques soins, et c'est la description du *Tintinnidium inquilinum* d'après mes observations personnelles qui constituera la seconde partie de cette étude.

Le *Tintinnidium inquilinum* que j'ai observé se trouvait fixè sur des Confervacées couvertes d'un très grand nombre de Diatomèes et d'Infusoires divers: *Cothurnia crystallina, Vorticella microstoma*, *Zoothamnium parasita*, etc., espèces d'eaux douces adaptées au milieu saumâtre. Les individus que j'ai observés mesuraient en moyenne 45 μ de long sur 30 de large, et le fourreau mesurait 100 à 120 μ de long sur 30 et 20 μ de diamètre environ. Le corps, assez irrégulier, est à peu près pyriforme; la partie supérieure, trouquée et excavée porte le péristome; la partie inférieure s'amincit et forme le pédicule qui vient se fixer latéralement au tiers ou au quart inférieur du fourreau.

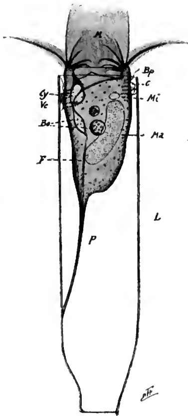


Fig. 1.

Tintinnidium inquilinum. (Schématisé.) *L* lorica. *P* pédicule. *F* fibrilles contractiles. *Bp* bourrelet péristomien. *M* frange adorale. *C* cils vibratiles. *Cy* cytostome. *Vc* vacuole excrétrice. *Bo* bols alimentaires. *Ma* macronucleus. *Mi* micronucleus.

Etude anatomique.

Le cytosôme du *T. inquilinum* comprend: la substance fondamentale, l'appareil mitochondrial, l'appareil nucléaire.

Substance fondamentale. La substance fondamentale qui constitue la grande masse cytoplasmique du *T. inquilinum* est un plasma transparent, incolore, fluide, parfaitement homogène si on l'examine à l'état frais avec un objectif à immersion $^{1}/_{18}$. Si l'on fait agir sur l'Infusoire un liquide hypotonique par rapport à son milieu, le plasma se vacuolise abondamment et se désagrège. Si l'on fait agir un réactif fixateur, on voit apparaitre un réticulum ou un granulum, ou les deux à la fois. Ces structures artificielles sont dues à la coagulation des colloïdes cytoplasmiques. Le plasma de cet Infusoire n'est pas différencié en deux substances de densités différentes telles que le hyaloplasma et le paraplasma, le mitom et le paramitom. Il correspond donc bien à la conception que Dujardin se faisait du sarcode lorsqu'il le définissait: „une substance qui se montre parfaitement homogène, élastique et contractile, diaphane, et réfractant la lumière un peu plus que l'eau, mais beaucoup moins que l'huile.“ Dans le cas du *T. inquilinum* la contractilité de la substance sarcodique est très faible. Cet Infusoire ne possède pas d'ectoplasma proprement dit; son corps est recouvert par une fine pellicule à peine distincte du sarcode sous-jacent.

La substance sarcodique du *T. inquilinum* renferme un certain nombre d'inclusions: les bols alimentaires et leurs résidus, ainsi que quelques produits d'élaboration qui se précipitent en fines granulations réfringentes formant des amas plus ou moins denses.

Appareil mitochondrial. On observe à l'état frais au sein de la substance sarcodique du *T. inquilinum* un grand nombre de sphérules protéiques mesurant environ 1 μ; ce sont les sphéroplastes. Ces éléments jouissent d'une légère réfringence qui leur communique un aspect grisâtre et hyalin caractéristique; ils se multiplient par bipartition. Je n'ai pas fait d'observations particulières sur les sphéroplastes du *T. inquilinum* et pour ce qui concerne leur nature intime je renverrai aux travaux du professeur Künstler et à mes différentes publications sur la structure du protoplasma. Je dirai toute fois que ces éléments se retrouvent identiques chez tous les Infusoires ciliés et que de récentes observations faites sur des Vorticellides m'ont permis de les comparer aux *mitochondria* décrites par Benda et Meves dans les cellules des Métazoaires. Persuadé

depuis longtemps déjà que les sphéroplastes représentent non point la **structure du protoplasma** mais de véritables **organes cellulaires**, je nommerai maintenant leur ensemble: appareil mitochondrial.

Macronucleus. Le macronucleus du *T. inquilinum* est en forme de boudin arqué et contourné; sa longueur peut atteindre 40 μ et sa largeur 6 ou 7. Il est constitué par une fine membrane, bien visible à l'état frais et après l'action des réactifs, qui enveloppe une masse de **Karyosphéridies** de très petites dimensions (0 μ, 3 environ).

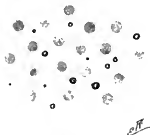


Fig. 2.
Structure du cytoplasma; sphéroplastes et granulations réfringentes dans un sarcode homogène.

Ces éléments sont ceux que Greenwood a décrit sous le nom de microsomes dans le macronucleus du *Carchesium.* Ils sont très facilement visibles *in vivo* avec un objectif $^{1}/_{18}$; après l'action des réactifs ils

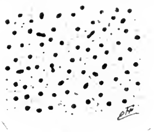


Fig. 3.
Cytoplasma d'une Vorticellide traité par la méthode de Benda et montrant ses sphéroplastes colorés fortement comme des *Mitochondries.*

présentent une grande affinité pour le Vert de Méthyle acétique; ce sont donc ces Karyosphéridies qui contiennent la substance chromatique du noyau, la nucléine riche en acide phosphorique; elles se com-

portent donc ici comme chez la majorité des Infusoires ciliés. Les Karyosphéridies se multiplient par bipartition. Elles peuvent s'user et subir une sorte de dégénérescence; elles perdent alors leur acide nucléique comme le montre leur changement de colorabilité: affinité pour les colorants plasmatiques tels que l'éosine ou la fuchsine; en même temps elles augmentent de volume et se réunissent en petites masses qui se vacuolisent bientôt et dont je n'ai pas suivi le sort chez *T. inquilinum.*



Fig. 4.
Appareil nucléaire. *MN* fragment du macronucleus avec les sphéroplastes chromatogènes ou microsomes: *Mi* et les nucleoles vrais ou macrosomes: *Ma*—*mN* micronucleus.

Ces petites masses, décrites par Greenwood sous le nom de macrosomes sont des n u c l é o l e s v r a i s constitués par de la pyrénine. Daday les a considéré comme les seuls éléments figurés du macronucleus chez *Tintinnus inquilinus*, tandis que l'ensemble des microsomes, qui sont les éléments actifs du noyau, lui est apparu comme un suc nucléaire homogène.

M i c r o n u c l e u s. Le micronucleus du *T. inquilinum* apparait comme une petite masse ovoïde colorable par le Vert de Méthyle et accolée au macronucleus. Je n'ai pu étudier sa structure intime.

A p p a r e i l p r o t e c t e u r. J'ai déjà parlé de la pellicule qui enveloppe le corps protoplasmique du *Tintinnidium inquilinum*; elle est si ténue et si étroitement unie à la substance fondamentale du cytosôme dont elle est dans doute une simple différenciation, qu'il est inutile d'en parler ici comme d'un appareil protecteur; nous comprendrons uniquement sous cette dénomination le fourreau qui abrite l'Infusoire.

Le fourreau ou lorica du *T. inquilinum* est une sorte de tube ouvert aux deux extrémités; l'extrémité antérieure ou orale est large de 30 μ environ; son bord est net et d'une parfaite régularité; il tend légèrement à s'infléchir au dedans. En arrière de l'ouverture orale le fourreau est régulièrement cylindrique sur les quatre cinquièmes de sa longueur, soit 80 à 90 μ; puis il se rétrécit jusqu'à atteindre une largeur de 20 μ, il redevient presque cylindrique à partir de ce point et sur une longueur de 6 ou 7 μ; il s'infléchit enfin vers l'intérieur et s'arrête brusquement en formant l'ouverture basale; celle-ci est

bordée par un petit épaississement: l'anneau basal. La paroi du fourreau est épaisse de 0,5 μ; elle est constituée par une substance résistante, hyaline, réfringente; l'anneau basal est assez rigide. La fuchsine est à peu près le seul colorant qui semble avoir quelque affinité pour cette substance; un certain nombre d'agents chimiques tels que les acides et la potasse sont sans action sur ce fourreau, mais il semble s'amincir dans l'eau de Javel. Je n'ai malheureusement pu faire à ce sujet de recherches précises et suivies, vu la petitesse de l'Infusoire et le petit nombre des exemplaires. Quoi qu'il en soit j'admettrais volontier avec Sand la nature chitineuse de ce fourreau.

Appareil de l'alimentation. L'appareil de l'alimentation comprend: le péristome, la frange adorale et le cytostome. Le péristome occupe la face supérieure du corps de l'Infusoire; il est constitué par un bourrelet circulaire qui limite le corps et circonscrit une excavation profonde de 3 μ environ et large de 23 ou 24: l'aire frontale; celle-ci porte au milieu une petite proéminence qui se retrouve plus ou moins développée chez presque tous les *Tintinnus* et *Tintinnopsis*. Cette proéminence surplombe la cavité buccale qui (la bouche étant supposée du côté ventral), prend naissance sur la gauche de l'aire frontale sous la forme d'une très légère dépression qui s'avance vers la droite en côtoyant le bourrelet péristomien et en se creusant toujours davantage; son point le plus profond est le cytostome, situé sur le côté ventral tout contre le bourrelet péristomien, et auquel fait suite un pharynx bien développé qui s'enfonce profondément dans le corps. A droite du cytostome la cavité buccale se relève rapidement pour rejoindre le niveau moyen de l'aire frontale; c'est en ce point que se trouve logée la vésicule excrétrice qui s'ouvre tout près du cytostome. Les pulsations de cette vacuole sont extrêmement lentes.

La frange adorale est constituée par un série d'une vingtaine de grandes membranelles disposées parallèlement, et qui, prenant naissance à la périphérie du bourrelet péristomien descendent obliquement vers l'aire frontale. Chacune de ces membranelles (fig. 5) est constituée, comme chez les Infusoires Hypotriches, par une série de cils puissants accolés à leur base et vibrant avec plus ou moins d'ensemble; les cils de l'extrémité périphérique sont longs de 30 μ environ et très larges; les trois premiers restent accolés et constituent de la sorte un cirre très puissant; les suivants sont de moins en moins grands, jusqu'à ceux de l'extrémité interne de la membranelle qui ne mesurent plus que 20 μ et sont très fins; leurs extrémités sont libres et ne battent

plus avec ensemble. Ils correspondent aux cils paroraux des *Tintinnopsis*, et à ceux que Daday a noté comme tels chez *Tintinnus inquilinus*. Je n'ai pu étudier l'appareil basilaire des membranelles par les

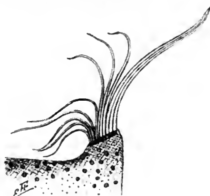


Fig. 5.
Aspect schématique d'une membranelle montrant ses éléments vibratiles dissociés et vibrant les uns vers l'extérieur et les autres vers le péristome.

méthodes cytologiques, et malgré une observation attentive il m'a été impossible d'apercevoir à l'état frais une racine ciliaire quelconque. Par contre, chaque membranelle est séparée de sa voisine par un batonnet rigide et réfringent, véritable pièce squelettique qui forme une arrête saillante sur le bourrelet péristomien dans chaque espace intermembranellaire.

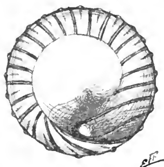


Fig. 6.
Peristome du *T. inquilinum* un de face et montrant les diverses orientations des membranelles (dont on voit les lignes d'implantation), et la direction la vogure de la frange adorale.

La frange adorale est disposée de telle sorte que les extrémités externes des membranelles, régulièrement équidistantes, constituent un cercle complet. Si l'on considère le *Tintinnidium inquilinum* extérieurement on peut donc croire qu'il possède une frange adorale circulaire et non spiralée comme celle du *Strombidium* qui est la forme type du groupe des Tintinnoïdiens. C'est bien un aspect de ce genre, non spiralé, que Daday a précisement

figuré chez *Tintinnus inquilinus*; mais cet aspect est inexact. J'ai dit que les membranelles descendaient obliquement vers l'aire frontale; or cette obliquité est variable. Considérons l'extrémité externe ou distale d'une membranelle sur le bourrelet péristomien un peu à gauche du cytostome (fig. 6); la membranelle ne descend pas dans la cavité buccale: son extrémité interne ou proximale oblique beaucoup vers la droite et la membranelle reste toute entière sur le bourrelet, fort étroit d'ailleurs en ce point. Si nous continuons vers la droite, nous voyons qu'il en est de même pour la seconde membranelle, puis un peu moins pour la troisième et beaucoup moins pour les suivantes qui descendent avec un faible obliquité jusqu'à l'aire frontale, peu profonde. Si nous continuons ainsi nous passons à la gauche du péristome et nous tournons de nouveau vers la droite; mais les membranelles obliquent de nouveau en même temps qu'elles s'allongent beaucoup sur la pente douce de la cavité buccale. C'est ainsi que les deux dernières membranelles descendent jusqu'au fond de l'infundibulum et entourent le cytostome dans lequel pénètrent leurs cirres paroraux. La frange adorale, chez *Tintinnidium inquilinum* garde donc bien la marque de sa disposition lœvogyre si caractéristique chez le *Strombidium* et chez tous les Hétérotriches en général.

Le fonctionnement de l'appareil adoral du *Tintinnidium inquilinum* est très simple et se rapproche beaucoup du fonctionnement de cet appareil chez les *Vorticellidae*. Les grands cils externes se renversent en dehors et par leurs battements rapides refoulent l'eau tout autour d'eux; il en résulte un appel au dessus de la couronne vibratile, et un courant liquide qui se précipite sur le péristome et sur le champ frontal (fig. 7); ce courant est reçu par les cils paroraux qui l'orientent vers la bouche tout en exerçant un certain triage parmi les multiples particules qu'il apporte. Si l'une de celles-ci détermine une excitation soit par sa grosseur insolite, soit par son activité chimique, la frange adorale se replie aussitôt sur elle-même comme font les tentacules d'une Actinie excitée, tandis que le corps de l'Infusoire est vivement rétracté jusqu'au fond du fourreau. Cette grande contractilité des éléments vibratiles est un fait assez spécial pour qu'il mérite d'être souligné; il implique en effet l'existence d'un certain degré de différenciation des cils adoraux.

Lorsqu'une certaine quantité d'eau et de particules alimentaires s'est introduite dans le pharynx, une contraction péristaltique de celui-ci la fait passer dans le cytosôme où elle se transforme en un bol alimentaire. Ceux-ci mesurent 10 à 11 μ de diamètre et sont toujours en petit nombre dans le cytosôme.

A p p a r e i l   v i b r a t i l e. L'appareil vibratile du *Tintinnidium inquilinum* est constitué par cinq rangées de cils extrêmement ténus et très difficiles à voir, disposés en cercles parallèles tout autour

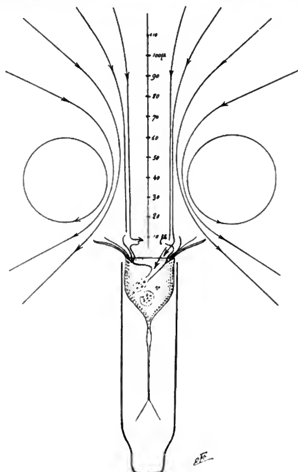


Fig. 7.
Figure schématique montrant les courants liquides déterminés par l'appareil vibratile adoral.

du corps au dessous du bourrelet péristomien, à 5 μ en arrière de celui-ci environ. Cette disposition est caractéristique du genre *Tintinnidium* car elle ne se retrouve que chez les deux autres

espèces de ce genre: *T. fluviatilis* (d'après Bütschli) et *T. semiciliatum* (Sterki). Le *Tintinnus inquilinus*, très bien observé par Daday possède au contraire quatre rangées ciliaires qui partent du péristome et vont en spirale jusqu'à la partie inférieure du corps, comme chez la majorité des Tintinnoïdiens (ex.: *Strombidium*).

Appareil contractile. La contractilité, chez *T. inquilinum* semble presqu'exclusivement attribuée au pédicule. Celui-ci est constitué par un amincissement brusque du corps qui se prolonge à sa partie inférieure en un filament contractile; examiné soigneusement à l'état frais on voit qu'il est entouré au moins à sa partie supérieure par la fine pellicule de l'Infusoire; a la base du corps, sur la face ventrale, on distingue un cordon protoplasmique homogène plus dense et plus réfringent que le sarcode environnant, aplati contre la pellicule; ce cordon pénètre dans le pédicule, puis il se renfle en un point que je nommerai le bulbe, s'amincit de nouveau sitôt après et constitue à lui seul le pédicule proprement dit. Peut-être cette fibre contractile s'étend-t-elle le long de la paroi ventrale du corps, divisée en deux branches qui se perdent vers le péristome; mais il m'a été impossible de le vérifier. Le pédicule s'insère sur le fourreau de diverses manières. Tantôt il semble directement appliqué à la face interne de celui-ci par l'intermédiaire de son extrémité légèrement étalée; tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, il est fixé à la coque par deux ou plusieurs filaments protoplasmiques extrêmement fins, ramifiés, élastiques, mais non contractiles. Examiné à l'état frais, le pédicule semble absolument homogène; il en est de même après l'action des réactifs osmiqués; fixé par le liquide de Tellyesnicksky, il m'est apparu constitué par une fibre dense et contournée entourée par une fine pellicule; cet aspect (voir fig. 8), me semble artificiel. Le plasma du pédicule jouit d'ailleurs d'une curieuse propriété; pendant la contraction, un boucle formée par le pédicule entre souvent en contact avec le corps; il se produit une adhérence en ce point, et lorsque l'Infusoire s'étend à nouveau on voit s'allonger entre le corps et le pédicule un mince filament proto-

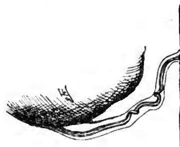


Fig. 8.
Aspect d'un pédicule fixé par le liquide de Tellyesnicksky. On distingue au centre une fibre, due sans doute à une violente coagulation du protoplasma.

plasmique qui se romp bientôt et rentre lentement et progressivement, à la manière d'un pseudopode, dans la masse du pédicule (fig. 9).

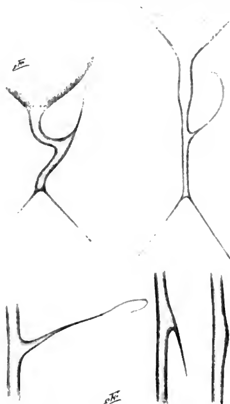


Fig. 9.
Différentes phases de la formation et de la résorption d'un filament protoplasmique étiré entre le pédicule et le corps de l'Infusoire.

Les contractions du pédicule sont extrêmement vives chez *T. inquilinum:* elles semblent intéresser le filament beaucoup plus que le bulbe, comme l'a observé René Sand et comme l'avait vu Dujardin. Le filament se contracte en se courbant sur lui même et en formant une ou plusieurs boucles; il enntraine ainsi vivement le corps de l'Infusoire jusqu'à la hauteur de son point d'attache sur le fourreau. J'ai dit que la face ventrale du corps semble quelques fois se contracter; en ce cas, le cytosôme se trouve refoulé du côté dorsal, si

bien que le pédicule semble prendre naissance au milieu du corps et non à sa partie inférieure (fig. 10). Cet aspect est bien visible sur l'une des figures de DUJARDIN.

RENÉ SAND cherche quels sont les rapports que le pédicule du *Nematopoda* présente avec celui des Vorticelles. Il nous semble bien démontré que le *Nematopoda* n'est pas une Vorticellide, et dès lors la question ne doit plus se poser qu'au point de vue de l'anatomie comparée des Protozaires en général.

SAND compare le pédicule de *Nematopoda* au spasmonème du pédicule des Vorticelles. Cette comparaison s'appuie sur les travaux de GESA ENTZ relatifs à l'appareil contractile des Vorticellides, et sur leur interprétation par YVES DELAGE (Traité de Zoologie concrète). Disons le tout de suite, les résultats obtenus par GESA ENTZ ne correspondent pas aux observations de la majorité des auteurs et pour notre part, la structure du pédicule des Vorticellides si minutieusement examinée soit-elle, nous semble beaucoup plus simple que ne l'a décrite ce savant observateur. Les difficultés dans l'interprétation du fonctionnement des diverses parties du pédicule, difficultés que DELAGE cherche à résoudre ingénieusement et sur lesquelles SAND émet de judicieuses réflexions tombent ainsi d'elles même. En conséquence, nous ne chercherons pas à comparer le pédicule du *Tintinnidium inquilinum* à l'un des éléments vivants du pédicule des Vorticelles (axonème, spironème ou spasmonème) mais à toute la partie vivante de celui-ci, c'est à dire au cordon central. Comme le pédicule du *Nematopoda,* le cordon central de la Vorticelle est un allongement de la partie inférieure du corps dans lequel se différencie plus ou moins hautement un élément contractile. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point dans la dernière partie de ce travail.



Fig. 10.
Tintinnidium inquilinum contracté.
La contraction du pédicule, qui est contourné en anse, s'étend à toute la face ventrale de l'Infusoire. Les cils des membranelles sont repliés sur eux mêmes.

Etude biologique.

Division. Les phénomènes de la division chez *Tintinnidium inquilinum* sont fort peu connus; Sand n'en parle pas à propos de *Nematopoda* et dans sa monographie de la famille des Tintinnoïdiens (1886—87) ne donne même pas de figure relative à ces phénomènes. Je n'ai malheureusement pas été beaucoup plus heureux que les auteurs précédents et mes observations sur la division du *Tintinnidium* sont très incomplètes.

Le péristome du nouvel individu se forme longtemps avant que toute trace de dualité apparaisse dans le corps cytoplasmique. Je crois qu'il se forme *de novo* sans aucune participation du péristome primitif. Il apparaît latéralement, dans le tiers inférieur du corps de l'Infusoire, sur la face ventrale. Il présente l'aspect d'une fossette dans laquelle on distingue des lignes courbes, réfringentes, disposées à peu près radiairement; ce sont les parties basales des futures membranelles. Puis la fossette se développe et constitue bientôt une sorte de cupule peu profonde en partie recouverte par le tégument du *Tintinnidium* qui ne laisse qu'un espace circulaire libre au milieu; cette portion du tégument correspond sans doute au bourrelet péristomien du futur Infusoire. On voit alors les cils des membranelles se former et commencer à s'agiter lentement, mais ils sont encore très fins et fort courts. En même temps, les cinq rangées ciliaires qui constituent l'appareil vibratile de cet Infusoire apparaissent autour du péristome; elles passent sur la face ventrale entre le nouveau péristome et les cinq rangées ciliaires primitives dont elles ne sont séparées que par un petit espace, descendent, doublent la partie inférieure du corps et remontent sur la face ventrale.

A ce stade, le noyau, toujours en forme de boudin, semble avoir subi une légère condensation et les granulations cytoplasmiques réfringentes sont massées à ses extrémités; on peut observer également la forme en bisquit des sphéroplastes ou mitochondries, signe de leur prochaine division. Quand à l'Infusoire, il est retiré au fond de son fourreau, la frange adorale repliée sur elle-même.

Je n'ai pas observé les phénomènes ultérieurs de la division; d'après ce qui précède, et en considérant les affinités du *Tintinnidium*, on peut supposer qu'elle s'achève comme chez le *Stentor*, c'est à dire qu'une constriction apparaît bientôt au dessus du nouveau péristome qui prend alors son orientation normale, perpendiculaire au grand axe de l'Infusoire.

Développement. Je n'ai pas observé les stades postérieurs à la division chez *Tintinnidium inquilinum.* Mais les observations de René Sand sont fort intéressantes à cet égard. Cet auteur décrit ainsi un jeune *Nematopoda* dont la loge avait déjà la forme caractéristique de l'espèce, bien que sa longuenr et sa largeur ne dépassa pas la moitié de ses dimensions ordinaires. „Enchassé dans un tube de chitine onvert aux deux bouts, sécrété par lui, le *Nematopoda,* dépourvu de pédoncule, tournait rapidement sur lui-même s'arrêtant brusquement pour reprendre ensuite son monvement, toujonrs dans le même sens. En tournant sur lui même l'animal avançait et reculait dans son tube, se vissant en quelque sorte par le mouvement de son hélice ciliaire adorale. Ces mouvements doivent être en rapport avec la sécrétion de la loge. Celle-ci loin de s'atténuer vers la partie qui devait devenir plus tard la partie non fixée, s'élargissait et s'épaississait dans cette région. Un stade plus avancé montre la loge presqu'achevée. Il n'y manqne plus que le disqne de la base fixée. Mais cette loge est beaucoup plus petite et étroite que celle de l'adnlte. Elle grandira donc ensuite par intussusception."

Le *Tintinnidium inquilinum* présente à première vue un aspect si voisin de celui des *Cothurnia* qu'un observateur tel qne Dujardin l'a classé dans ce genre, et que plus récemment René Sand l'a rangé tout à côté. Pourtant les rapports qni unissent les Tintinnoïdiens aux Vorticellides sont fort éloignés au point de vue phylogénétique et à pen près nuls au point de vue anatomique. Chez les premiers la frange adorale est senestre, chez les seconds elle est dextre; elle est composée de membranelles chez les uns, de cils puissants chez les autres; le plan de division est perpendiculaire à l'axe dn corps chez les premiers, il est parallèle à celui-ci chez les seconds; il n'est pas enfin jnsqu'à l'appareil ciliaire des Tintinnoïdiens qui ne les différencie de la majorité des Vorticellides. En un mot, les rapports apparents qni semblent rapprocher le *Tintinnidium inquilinum* de quelques Vorticellides, ne sauraient être que des rapports de convergence. A ce titre, ils existent réellement.

Lorsque l'anatomie comparée découvre des homologies entre deux organismes différents, elle semble indiquer l'unité d'origine de deux formes différenciées sous l'influence de conditions et de besoins différents. Lorsqu'elle met en lumière quelques analogies, elle semble indiquer que des conditions et des besoins semblables ont sollicité

deux organismes différents et les ont rapproché par convergence. Quels sont pour un exemple donné, ces causes et ces besoins; comment ont-ils agi; avec quels éléments différents ont ils réalisé des dispositions analogues. S'il s'agit d'un cas de convergence entre Métazoaires, la solution de ces problèmes peut sembler très ardue, parce que leurs données sont extrêmement complexes; les éléments du calcul sont au contraire beaucoup moins nombreux, et les inconnues sensiblement réduites s'il s'agit d'êtres relativement simples tels que les Protozoaires. C'est pourquoi nous tenterons d'esquisser ces différentes questions en ce qui concerne les rapports du *Tintinnidium inquilinum* avec les Vorticellides.

Quelque soit un organisme et quelque soient ses conditions de vie, il est toujours assujetti à un certain nombre de nécessités qui doivent être satisfaites par son organisation d'une part et par le milieu de l'autre.

Si nous considérons un Infusoire cilié nous voyons qu'il est assujetti à trois nécessités principales: 1° assurer son alimentation, qui s'effectue dans le groupe qui nous occupe au moyen de particules multiples, bactéries et débris organiques qui pullulent dans les eaux naturelles. Ce mode d'alimentation exige un appareil spécial qui puisse attirer les dites particules jusqu'à la bouche de l'Infusoire. — 2° assurer l'aération du milieu, c'est à dire son renouvellement continuel par un procédé quelconque. — 3° assurer sa protection contre les principales causes de destruction, protection qui peut être également assurée par des procédés divers.

Lorsqu'un Infusoire s'adapte à un milieu nouveau, les divers procédés qui lui permettrons de satisfaire à ces nécessités principales apparaissent sous un aspect nouveau, sont en rapport avec deux ordres de facteurs: les conditions actuelles de l'organisme considéré et les moyens anatomiques et physiologiques grâce auxquels il peut déjà satisfaire ses besoins. Les conditions d'un Infusoire cilié sont infiniment variées; il peut-être libre ou fixé; son milieu aquatique peut être l'eau douce ou l'eau salée; cette eau peut-être courante ou stagnante; sa faune et sa flore microscopique peuvent lui imprimer un caractère éthologique tout à fait spécial selon que certains animaux: Insectes, Crustacés, Rotateurs ou Mollusques y prédominent, selon que certaines algues: Conjugées, Cyanophycées ou Diatomées y sont en majorité et créent un milieu particulier non seulement au point de vue chimique, mais encore au point de vue mécanique.

Si deux organismes différents présentent les mêmes besoins et sont placés dans des conditions semblables, il est possible que par

adaptation à ces conditions ils acquierent un *facies* plus ou moins analogne; il est possible en un mot qu'ils se rapprochent par convergence. De semblables exemples sont fréquents chez les Métazoaires.

Mais les deux organismes considérés ne ponrront se rapprocher ainsi qn'antant que leurs moyens anatomiques et physiologiques le leur permettront, car l'adaptation crée rarement mais ntilise tonjours.

C'est ici le point principal de la question: comment deux organismes différents useront-ils de leurs moyens différents pour réaliser deux formes analogues s'ils y sont sollicités par des besoins et des conditions semblables. Et d'abord, de qnels moyens disposent-ils pour s'adapter à ces conditions. On doit considérer en premier lieu les possibilités actnelles de l'organisme, c'est à dire les propriétés générales de son plasma spécifique, de son idioplasma, qni nous sont encore tout à fait inconnnes. Nons ne savons pas si la constitution de l'idioplasma permet un nombre infini de variations, mais nous ponvons affirmer qu'elle imprime à celles-ci un caractère spécifique, et qne deux indiv̈idus différents ne réagirons jamais de la même manière à des facteurs identiques. On doit considérer ensnite les moyens acquis de l'organisme considéré, c'est à dire son organisation, sa structure actuelle qui sera le point de départ de toute variation et qni par conséquent déterminera en grande partie l'orientation de l'adaptation. Chez un Infusoire, ces moyens acquis sont relativement peu nombreux et la plasticité de l'organisme en est d'antant plus grande.

Ces considérations achevées, nons essayerons de comparer trois Infusoires qui vivent à peu près dans les mêmes conditions: la *Vorticella convallaria*, la *Cothurnia crystallina* et le *Tintinnidium inquilinum*.

Ces trois espèces vivent dans des milienx équivalents si non identiques; le *T. inquilinum* vit ordinairement dans l'eau de mer, mais, comme je l'ai dit, les exemplaire qne j'ai observés se trouvaient dans une eau saumâtre également habitée par *Cothurnia crystallina* et plusieurs Vorticelles, acclimatées an milieu saliu. Nous n'anrons donc pas a tenir compte de la salnre du milieu dans cette esqnisse où tant de facteurs seront négligés faute de données snffisantes. J'ajouterai qne l'eau était stagnante et renfermait un feutrage d'algues inférieures, particulièrement des Conjugées, snr lesquelles se fixaient les Infusoires sus-nommés et un grand nombre de Diatomées

et de Bactériacées. De nombreux Infusoires libres évoluaient dans ce microcosme où l'oxygène et la nourriture étaient abondamment fournis.

Les trois espèces que nous allons comparer sont fixées pendant une grande partie de leur existence. Elles ne peuvent donc ni chasser leur nourriture ni fuir devant une attaque, ni quitter un milieu qu'elles vicient continuellement par leurs *excreta*. En un mot, étant donné une certaine condition, la fixation, ces trois Infusoires ne peuvent vivre qu'à la condition de satisfaire à trois nécessités, à trois conditions *sine qua non*: attirer la nourriture, renouveler le milieu, se protéger.

Tous trois attirent leur nourriture et renouvellent leur milieu grâce à leur appareil vibratile adoral et à sa disposition particulière; la Vorticelle se soustrait au danger en rétractant son long pédicule à la moindre excitation; la *Cothurnia* et le *Tintinnidium* y parviennent en se retirant dans une coque. Tous trois sont en un mot adaptés à leur milieu. Il reste à chercher par quel mécanisme ce resultat à pu être atteint.

Appareil fixatenr. a) *Vorticella* et *Cothurnia*. Ces deux Infusoires appartiennent au même groupe et leurs appareils fixateurs, selon toute probabilité ont une commune origine. J'ai montré dans un travail antérieur que cette origine pouvait être vraisemblablement cherchée dans le faisceau de cils fixateurs de quelques Infusoires Holotriches: l'*Ancystrum mytili* (Maupas) et l'*Hemispeira asteriasi* (Fabre-Domergue, Wallengren) entre autres. Cet appareil ciliaire fixateur aurait donné naissance à un organe que j'ai nommé la *scopula* et qui existe chez la majorité des Vorticellides. La scopula est une sorte de bordure en brosse, quelquefois ciliforme, constituée par un grand nombre de bâtonnets parallèles avec corpuscules basaux; située à la base du corps elle est le siège d'une sécrétion particulière qui constitue l'élément inerte et élastique du pédicule des Vorticellides. Chez ceux de ces Infusoires qui appartiennent au groupe des *Contractilia* la partie périphérique seule de la *scopula* produit une sécrétion, et le centre du pédicule est occupé par la base du corps considérablement étirée et amincie; c'est ce qui constitue le cordon central du pédicule. Le cordon central peut se differencier hautement; il comprend alors un Spasmonème très contractile disposé en hélice et autour de celui-ci un cordon mitochondrial (cordon plasmatique de Entz). La contraction unilatérale du spasmonème rétracte le pédicule en hélice, l'élasticité de sa paroi inerte le détord ensuite et l'étend.

Chez les Vorticellides du groupe des *Acontractilia* la *scopula* sécrète sur toute sa surface la substance inerte du pédicule et celui-ci ne renferme aucun élément vivant et contractile. Chez les *Cothurninae*, ce pédicule est très réduit; les bâtonnets de la *scopula* peuvent même disparaître comme chez *Cothurnia crystallina* et le pédicule de trouve remplacé par une sécrétion informe, sorte de sole chitineuse beaucoup plus large que la base de l'Infusoire qui est directement appliquée dessus.

b) *Tintinnidium inquilinum*. Presque tous les Tintinnoïdiens sont fixés d'une manière plus ou moins constante au fond ou sur le côté de leur coque ou *lorica*; mais ils ne présentent pas d'appareil fixateur à proprement parler. Le *Stentor*, qui est assez voisin des Tintinnoïdiens se fixe à l'aide de quelques cils vibratile qui se confondent souvent avec des prolongements protoplasmiques amiboïdes.

Tel fut sans doute au début le précédé de fixation employé par les Tintinnoïdiens et il suffit d'examiner l'attache du pédicule chez *Tintinnidium inquilinum*, avec ses minces filaments ramifiés et non contractiles, pour voir qu'il en dérive immédiatement. En un mot l'appareil fixateur de *Vorticella* et de *Cothurnia* d'une part, et celui de *Tintinnidium* de l'autre, sont équivalents, mais pas tout à fait comparaple; leur histoire, surtout, est très différente.

Appareil adoral. La fixation étant la condition qui caractérise les trois espèces que nous comparons, voyons comment elle a pu agir sur leur appareil vibratile adoral.

a) *Vorticellidae*. Dans un travail déjà cité j'ai montré que la frange adorale des Vorticellides pouvait se rattacher en passant par l'*Hemispeira* à l'appareil vibratile très simple de quelques Holotriches tels que l'*Ancystrum*. La frange adorale des Vorticellides est constituée par deux séries parallèles de cils grands et forts qui vibrent dans un plan perpendiculaire à celui de la frange. Ces deux séries sont disposées suivant une hélice dextrogyre qui sort du vestibule en longeant sa paroi externe, suit la collerette et circonscrit enfin le disque ou péristome. L'ensemble de cet apparail est situé à la partie supérieure du corps dans un plan perpendiculaire à l'axe de celui-ci. Quand au vestibule, qui précède le cytostome, il est situé à l'extrémité la plus profonde d'une sorte de gouttière héliçoïdale limitée du côté externe par la frange adorale et la collerette, du côté interne par le disque qui est surélevé et au fond, au dessus de l'infundibulum buccal, par un épaississement de la collerette qui se réunit avec le disque. Le mécanisme d'un tel appareil se comprend aisément. Les battements transversaux des cils de la frange refoulent

l'eau vers la base de l'Infusoire et déterminent par conséquent un appel an dessus du péristome; un courant liquide dont le débit est proportionnel à la surface du péristome et à la puissance des cils vibratiles se précipite en effet sur le disque; les particules qu'il tient en suspension ne passent pas au travers de la frange adorale et les cils vibratiles de celle-ci les conduisent jusqu'au vestibule. Près de celui-ci la rangée externe des cils vibratiles se transforme en une membrane ondulante qui entoure l'ouverture orale et empêche les corpuscules alimentaires de lui échapper. Ajoutons que l'appareil adoral d'une Vorticelle ou d'une Cothurnie est comparativement à ceux d'autres Infusoires, celui qui donne le plus puissant effet avec le moins de travail.

b) *Tintinnoïdiens.* La frange adorale des Tintinnoïdiens, comme celle de tous les Infusoires Hétérotriches, est constituée par une série de larges membranelles parallèles les unes aux autres, orientées dans un plan perpendiculaire à celui de la frange et vibrant dans un plan parallèle à celle-ci.

Chaque membranelle est en effet une courte rangée de cils vibratiles accolés les uns aux autres. Chez les Hétérotriches, la frange adorale est lœvogyre. Elle est en partie située sur la face ventrale de l'Infusoire chez les formes libres, mais chez les espèces qui peuvent se fixer comme le *Stentor* ou qui sont fixées dans une lorica comme les Tintinnoïdiens, elle occupe un plan perpendiculaire à l'axe du corps; elle tend à s'éloigner le plus possible du point de fixation. La frange adorale sort en ce cas du cytostome en décrivant une hélice sénestre de forme et de disposition variable, qui circonscrit le champ péristomien.

Le fonctionnement de l'appareil adoral est assez différent chez les Hétérotriches de ce qu'il est chez les Vorticellides. La frange adorale est parcourue par des ondes métachroniques qui entraînent un courant liquide parallèle à la frange et dirigé vers le cytostome. Lorsque la frange adorale est circulaire, la force centrifuge écarte suivant la tengente le courant liquide qui prend naissance sur une portion de la frange; il se produit alors un vide au dessus du champ péristomien, ce qui entraîne un courant liquide perpendiculaire à celui-ci. L'appareil adoral d'un *Stentor* par exemple, fonctionne ainsi à la manière d'une pompe centrifuge et les particules amenées par le courant alimentaire sont en partie guidées jusqu'à la bouche par le mouvement des membranelles. Chez la plupart des Tintinnoïdiens, le fonctionnement de l'appareil adoral est tel que nous venons de le décrire; mais dans le genre *Tintinnidium* il en

diffère sensiblement et se rapproche beancoup de celui des Vorticellides.

Je rappellerai seulement ici qne chez *Tintinnidium inquilinum* (et *T. semiciliatum* lui ressemble en ce point) la frange adorale se referme sur elle-même et que le champ péristomien, sur le côté duquel se trouve la bouche, est entouré par un bourrelet équivalent à la collerette des Vorticellides. Quand aux membranelles, au lieu de vibrer tout d'une pièce dans un plan perpendiculaire au leur, elles se dissocient en leurs éléments constitntifs, c'est à dire en cils vibratiles de différentes tailles qui vibrent dans un plan perpendicnlaire à l'axe de la frange comme chez les Vorticellides. Les plus grands vibrent à l'extérieur et déterminent un courant alimentaire identique à celui que détermine le péristome d'nne *Cothurnia.* Les plus petits se rabattent du côté interne et conconrent à la capture des proies et à leur transport vers la bouche; leur rôle est analogue à celui que joue la rangée ciliaire interne de la frange adorale des Vorticellides. En un mot l'analogie est frappante entre le fonctionnement de l'appareil adoral chez *Tintinnidium* et son fonctionnement chez *Vorticella* ou *Cothurnia,* bien qne la structnre de ces deux sortes d'appareil soit essentiellement différente. Il semble donc bien ici que des conditions semblables aient pn déterminer des organismes différents à ntiliser des organes différents d'une manière analogue. Cette adaptation à douc entraîné des rapports de convergence.

Appareil réfracteur et protecteur. *a) Vorticella.* La partie contractile du pédicule de la Vorticelle est constitnée comme nous l'avons dit plns haut par la région inférienre du corps de l'Infusoire, considérablement allongée et différenciée. Si l'on observe la formation du pédicule chez nn individu qui vient de se fixer on voit que l'Infusoire s'accole à son support par la base; que celle-ci sécrète nne mase informe de substance chitinoïde qui se fixe au support; qne les cils scopnliens périphériques continuent seuls la sécrétion qui s'accroît sous la forme d'un tube; qu'il en résulte l'allongement et l'étirement progressif de la partie centrale de la base de l'Infusoire, qui est restée fixée au niveau du support tandis que l'anneau scopulien s'élevait en sécrétant le pédicule. Le cordon central se constitue ainsi mécaniquement si l'on peut dire; il se différencie ensuite en spasmonème et cordon plasmatique.

b) Cothurnia. Cothurnia crystallina possède avons nous dit nne *scopula* rudimentaire qui sécrète nne sole chitineuse au lieu d'un pédicule. Pendant ce phénomène, toute la surface latérale de l'In-

fusoire, qui est ramassé sur lui même, procède à la sécrétion d'une coque hémisphérique qui s'accroît ensuite en hauteur grâce à un dépôt régulier de substance élaborée par une plage annulaire située au dessous de la collerette de l'Infusoire.

Ne sécrétant pas de pédoncule, la *Cothurnia crystallina* ne peut avoir de cordon central contractile comme la Vorticelle; elle est pourtant soumise à la nécessité de rentrer dans sa loge au moindre danger, et c'est toute la partie antérieure du corps de cet Infusoire qui se différencie à cet effet. A l'état d'extension, le corps d'une *Cothurnia* est extrêmement mince et allongé dans sa partie inférieure; celle-ci est uniquement constituée par un plasma assez homogène dans lequel plonge quelques fois l'extrémité du noyau, et par de très puissants myonèmes qui assurent sa grande contractilité.

c) *Tintinnidium.* Chez les Tintinnoïdiens libres, fixés au fond ou sur le côté de leur lorica, le corps présente une contractilité plus ou moins prononcée qui leur permet de se rétracter dans leur loge. Chez quelques espèces la partie inférieure du corps s'allonge considérablement en formant comme un mince pédicule (*Tintinnus lusus undæ, angustatus, obliquus* etc.). Mais chez les *Tintinnidium* dont la coque est fixée au moins pendant un temps et qui s'épanouissent largement au dehors de celle-ci pour assurer leur alimentation, ce pédicule devient un organe important. Rappelons qu'il est constitué chez *T. inquilinum* par un épais filament contractile, semblable comme aspect au Spasmonème des Vorticelles, et enveloppé par la pellicule de l'Infusoire.

Le *Tintinnidium*, au lieu de se fixer au fond de sa coque à la manière d'une *Cothurnia* est fixé sur le côté de celle-ci à l'aide de son pédicule. C'est que sa lorica, qui équivaut à la loge d'une *Cothurnia* n'a pas la même constitution que celle-ci. N'ayant pas d'appareil scopulien si rudimentaire soit-il pour sécréter un point d'appui, le *Tintinnidium* sécrète une coque sans fond, fragilement fixée à son support par un simple épaississement annulaire.

Nous avons cité les observations de Sand relatives à la sécrétion de la loge de cet Infusoire, et nous pouvons en conclure que c'est secondairement, lorsque la lorica est en partie constituée, qu'il se fixe et forme son pédicule.

Ici encore, nous voyons par quels procédés différents trois Infusoires placés dans les mêmes conditions sont arrivés à posséder des organes équivalents: le pédicule de *Vorticella*, celui de *Tintinnidium* et le corps essentiellement contractile de *Cothurnia;* la coque de *Cothurnia* et la lorica de *Tintinnidium.*

Il reste à comparer la forme générale du corps chez ces trois Infusoires; elle est liée chez ces trois espèces à l'existence d'un puissant appareil adoral qui tend à se placer dans un plan perpendiculaire au grand axe du corps ponr obtenir son maximum d'effet, et à l'existence d'nn appareil contractile et fixateur qui doit se trouver à l'extrémité opposée pour agir utilement.

Ces conditions sont d'ailleurs présentées par un grand nombre de Protozoaires, mais les conditions particulièrement semblables des trois organismes qui nous occnpent ont créé entre eux des éqnivalences plus étroites: c'est ainsi (fig. 11) que le corps proprement dit, c'est à dire

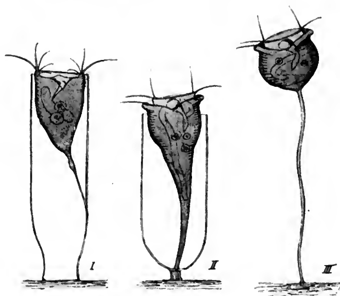


Fig. 11.
Aspect d'un *Tintinnidium inquilinum* I, d'un *Vaginicola* II et d'une *Vorticella* III.

la masse protoplasmiqne qui renferme le noyau et les bols alimentaires est à peine contractile et à peu près pyriforme; qu'il se termine à sa partie antérieure par un rebord qui abrite le péristome, situé dans un plan perpendiculaire au grand axe du corps, et qu'il s'amincit rapidement à sa partie inférieure soit pour former le pédicule, soit pour constituer une partie spécialement contractile. Mais ici encore, ces formes équivalentes ont été obtenues par des

procédés différents. On sait que chez les Vorticellides le plan de division est parallèle au grand axe du corps; cette exception à la loi si générale de Hertwig montre que par suite d'un fait praticulier intervenu dans l'histoire de ces organismes, l'axe morphologique s'est modifié par rapport à l'axe biologique; chez les Tintinnoïdiens au contraire les deux axes coïncident et le plan de division est perpendiculaire à l'axe du corps; mais la situation du péristome, particulièrement chez *Tintinnidium* entraîne un processus particulier de formation du nouveau péristome, processus étroitement comparable d'ailleurs à ce que l'on observe en pareil cas chez les autres Infusoires Hétérotriches. —

1er Octobre 1907

Index bibliographique.

Claparède et Lachmann (1858—59): Etndes snr les Infusoires et les Rhizopodes. in: Mem. Inst. Genevois vol. V—VI p. 196 pl. 8 fig. 2.

Daday (1886—87): Monographie der Familie der Tintinnoiden. in: Mitteil. zool. Stat. zu Neapel vol. VII p. 528—531 pl. 18 fig. 2, 10—13.

Dujardin (1841): Histoire naturelle des zoophytes. Infusoires. Paris. p. 561—562 pl. 16 fig 5.

Ehrenberg (1838): Infusionstierchen. p. 294 pl. 30 fig. 2.

Fauré-Fremiet (1906): Le Tintinnidinm inquilinnm. in: C. R. Soc. Biol. p. 395.

Fol, H. (1881): Contribntion à la connaissance de la famille des Tintinnoïdiens. in: Arch. Sc. Phys. et Naturelles Genève T. 5.

Kent, S. (1880—82): Manual of Infnsoria. p. 604 et 611 pl. XXXI fig. 15 et 9.

Lamarck (1815—19): Hist. des animaux sans vertèbres II p. 30.

Müller, O. F. (1786): Animalcula infusoria fluviatila et marina. vol. 2 p. 218 pl. XLIV fig. 12—13.

Sand, R. (1897): Nematopoda cylindrica. in: Mem. Soc. Belge de Microscopie T. XXII p. 85—99 7 fig.

Schrank (1803): Fanna boica III. 2. p. 317.

Stein (1867): Das Infnsionstierchen. p. 317.

Explication la de planche.

Fig. 1. *Tintinnidium inquilinum*. Un individu épanoui. On voit la lorica fixée sur une algue, le péristome, la frange adorale en mouvement, la bouche, la vésicule excrétrice, le macronucleus, le pédicule. Le cytosôme homogène renferme des granulations réfringentes et les sphéroplastes. Grossissement = 1000 Diamètres.

Fig. 2. Un individu rétracté en voie de division. On voit le nouveau péristome à la partie inférieure, les granulations réfringentes réunies aux deux extrémités du noyau, et les sphéroplastes allongés en bisquit. Gross. = 1000 Diam.

Fig. 3. Aspect du pédicule en extension examiné à l'état frais. On voit le bulbe, le pédicule proprement dit, et ses prolongements fixateurs non contractiles. Gross. = 1000 Diam.

Fig. 4. Aspect d'un pédicule fixé par l'acide osmique. Gross. = 1000 Diam. (object. Stiassnie $^1/_{18}$ semi-apochromatique; ocul. comp. 6).

Die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi* Th.

I. Teil.

Von

G. Keysselitz.

(Hierzu Tafel XIII u. XIV und 7 Textfiguren.)

Myxobolus pfeifferi ist der Erreger der Beulenkrankheit der Barben. Nocard nnd Railliet haben ihn 1884 anscheinend znerst gesehen. Mégnin beobachtete ihn 1886, Ludwig erklärte ihn 1889 als identisch mit *Myxobolus mülleri*. 1890 und 1893 befaßte sich Pfeiffer mit der Krankheit. Thélohan erkannte, daß der fragliche *Myxobolus* nicht *Myxobolus mülleri* war, sondern einer nenen Species angehörte. Er nannte dieselbe *Myxobolus pfeifferi* Th. 1898 stellte Hofer Untersnchnngen über die Barbenseuche im Moselgebiet an. In demselben Jahre machte Doflein Mitteilung über den Parasiten. Ludwig, Pfeiffer, Thélohan, Hofer und Doflein glaubten, daß sämtliche Myxosporidien, die sie in der Barbe beobachteten, znm *Myxobolus pfeifferi* gehören. Das größte Verdienst um die Erforschung der Krankheit gebührt Thélohan.

In den Barben der Mosel und des Neckar kann man fünf verschiedene Species der Gattung *Myxobolus* mit Sicherheit unterscheiden, von denen jede ein besonderes Organ heimsucht:

Myxobolus pfeifferi Th.,
Myxobolus musculi nov. spec.,
Myxobolus squamae nov. spec.,
Myxobolus cordis nov. spec.,

ferner eine in den Kiemenblättchen und eine in der Haut schmarotzende Species, von deren Beschreibung ich absehe, da die erstere Form nichts Interessantes bietet und die letztere von mir nur flüchtig untersucht worden ist.

Ich beginne mit der Entwicklung der propagativen Generation von *Myxobolus pfeifferi*.

Untersuchungsmethoden.

Die Untersuchung der Parasiten wurde soweit wie irgend angängig an lebensfrischem Material vorgenommen. Als Fixierungsmittel, sowohl für Deckglasausstriche, wie für kleinere und größere Stücke dienten Sublimat-Alkohol und FLEMMING'sches Gemisch. Ersteres ist am besten für den Kern, letzteres gibt für das Plasma die besten Resultate. Von Farbstoffen kamen Eisenhämatoxylin, Boraxkarmin, GRENACHER's und EHRLICH'sches Hämatoxylin in Anwendung.

Die Entwicklung der propagativen Generation.

Die Propagationszellen.

Die Entstehung der Propagationszellen [Sphères primitives (THÉLOHAN), Sporoplast I. Ordnung, Pansporoplast (GURLEY)] habe ich nicht verfolgen können. Bei Beginn meiner Untersuchung Anfang April 1906 waren sie bereits vorhanden. Auch bei *Myxidium lieberkühni* habe ich bisher vergebens nach den betreffenden Stadien gesucht. Die Propagationszellen sind einkernige, rundliche Zellen von 4—9 μ Größe. Bewegungen habe ich an ihnen nicht wahrnehmen können. Ihr Plasma ist fein alveolär gebaut und besitzt eine dichtere Struktur als das umgebende Endoplasma. Dementsprechend zeigt es eine stärkere Avidität gegenüber den Farbstoffen. Anfangs ist der Kern nur von einer schmalen Plasmazone umgeben; im Laufe der Zeit wird dieselbe breiter. Eine Zellmembran ist nicht vorhanden. Die oberflächlichen Alveolenwände sind etwas verdichtet und funktionieren als Membran. Einschlüsse im Plasma fehlen meist; zuweilen trifft man kleine lichtbrechende Körnchen. Über das Mengen-

verhältnis von Plasma nnd Kern geben die Abbildungen (Fig. 1—39) Aufschluß.

Der Kern liegt häufig excentrisch in der Zelle. Er hat meist Kngelgestalt. Zuweilen ist er auch oval. Den Abschluß gegen das umgebende Plasma bildet eine distinkte Kernmembran, die aus einer oberflächlichen Verdichtung des Alveolarwerkes des Kernliningerüstes besteht nnd mit Chromatin imprägniert ist. Infolgedessen färbt sie sich ziemlich intensiv mit Chromatinfarbstoffen. An der lebenden Zelle imponiert sie als helle doppeltkonturierte Linie.

Das Kerngerüst besteht aus einem feinen gleichmäßigen Lininalveolarwerk, auf dem das Chromatin in den Teilnngspausen fein verteilt liegt. Ein rnndlich bis ovaler, häufig excentrisch gelegener Bezirk bleibt frei von Chromatin. In dieser achromatischen Kernsaftzone, die rings von der chromatischen Kernzone umgeben ist, liegt dem Rande häufig etwas genähert ein in der Regel runder Körper, der sich intensiv mit Kernfarbstoffen imprägniert und eine feinere Struktur nicht erkennen läßt. Er besteht, wie aus dem färberischen Verhalten hervorgeht, aus einer Plastin- und Chromatinkomponente, die innig miteinander gemischt sind. Ich bezeichne diesen Körper als Caryosom. Seine Größe richtet sich nach den Dimensionen des Kernes.

Die Propagationszellen treten, bevor sie zur Danerformenbildung schreiten, in ein Stadium der Vermehrnng ein. Die Kernteilung ist eine echte Mitose. Es kommt zur Bildung von Centrosomen nnd Chromosomen.

Während der Teilungsruhe vergrößert sich das Caryosom und nimmt schließlich eine ovale Gestalt an. Danach kommt es zn einer Durchschnürung und es werden zwei annähernd gleich große Teilstücke gebildet (Fig. 4, 5). Häufiger kommt es nur zu Abschnürungen eines Kornes von geringerem Umfange als das restliche Caryosom (Fig. 2). Dieses vom Caryosom abstammende, in seinen Dimensionen in den einzelnen Fällen etwas schwankende Teilprodukt bezeichne ich als Sekundärcaryosom. Es bildet den Teilapparat des Kernes: die Centrosome und pflanzt das Caryosom von Zelle zu Zelle fort. Zu Anfang liegt es in der Kernsaftzone. Allmählich rückt es in die chromatische Kernzone hinein und kann sich daselbst mit einem hellen Hof umgeben (Fig. 6). Durch Abgabe chromatischer Substanz verliert es etwas an Umfang.

Die Teilung des Kernes wird eingeleitet durch Veränderungen am Sekundärcaryosom.

Dasselbe nimmt ovale Gestalt an und schnürt sich durch (Fig. 8). Die Teilprodukte rücken auseinander. Meist stellen sie sich in die Äquatorialebene des Nucleus ein (Fig. 9), können aber auch in eine andere Lage übergehen (Fig. 11). Der eine Teil tritt von neuem in Teilung (Fig. 12). Die auf diese Weise gebildeten zwei Körnchen sind die Centrosomen. Die Bildung derselben ist nicht fest an dieses Schema gebunden. Zuweilen bildet erst das vom Teilprodukt des Sekundärcaryosoms abstammende Körnchen die beiden Centrosomen (Fig. 15) oder jedes Teilstück des Sekundärcaryosoms bildet ein Centrosoma (Fig. 10). Das Sekundärcaryosom kann auch nacheinander die beiden Centrosome entstehen lassen (Fig. 16).

Nach Differenzierung derselben zieht sich das Chromatin auf den Bahnen des Liningerüstes, das eine gröbere Struktur annimmt, zusammen und erscheint unter gleichzeitiger Aufhellung des Nucleus in Form von kleinen Kügelchen. Die Reste des Sekundärcaryosoms geben ihr Chromatin ab und verschwinden. Die Centrosomen erscheinen als dunkle Körnchen an der Innenfläche der Kernmembran (Fig. 17—20). Sie lassen sich häufig nur schwer differenzieren, da sich das Chromatin der Membran gleichfalls zusammenzieht und dann auch in Form kleiner Körnchen auftritt. Zuweilen kann man bei der Anwesenheit der Centrosomen an der Kernmembran die Reste des Sekundärcaryosoms noch differenzieren (Fig. 17, 18). Später rücken die Centrosomen auseinander und werden undeutlich. Man kann sie erst nach Bildung der Spindelfasern wieder beobachten.

Die einzelnen Chromatinkörnchen treten nunmehr auf den vorgezeichneten Lininbahnen miteinander in Verbindung und es entsteht ein lockeres Knänelstadium. Anscheinend wird ein einheitlicher Chromatinfaden gebildet (Fig. 21). Zu dieser Zeit verschwindet die Kernmembran und es tritt eine Mischung zwischen Kernsaft und Plasma ein (cf. Fig. 32, 47, 54). Die Stelle des ursprünglichen Kernes imponiert als heller Fleck, der in seinem Innern das Chromatinknäuel birgt. In der Folgezeit verdichtet sich derselbe und zerfällt in mehrere Fäden, deren Zahl ich nicht feststellen kann. Sie zeigen die Neigung sich zu einer Platte, der Äquatorialplatte, anzuordnen. Die Färbbarkeit wird eine intensivere. Schließlich kann man bei der Ansicht von oben 4 bogenförmige Chromosome differenzieren (vgl. Fig. 48), die ihre Biegungsfläche einander zukehren. Bei seitlicher Ansicht ist eine Feststellung der Chromosomenzahl nicht möglich, man gewahrt lediglich eine dunkle stark gefärbte Platte, deren Zusammensetzung aus mehreren Elementen man gerade erkennen kann. Kurz vor diesem Zeitpunkte erscheinen ober- und

unterhalb der Äquatorialplatte die beiden Centrosomen, von denen Spindelfasern in nicbt festzustellender Zahl divergierend nach der Platte ziehen. Die Centrosomen imponieren als kleine Körnchen (Fig. 22, 23 24). Sie scheinen kein Chromatin mehr zu besitzen, sondern nur aus Plastin zu bestehen.

Das Caryosom wird beim Knänelstadium entweder mit verbraucht, indem es seine chromatische Substanz abgibt oder es wird, was häufiger der Fall ist, ausgestoßen, um das Chromatin an die Zelle abzugeben, so daß schließlich nur ein Plastinrest übrig bleibt, der sich mit Eisenhämatoxylin im Bleifederton färbt und zuweilen noch während der Bildung der Tochterkerne vorhanden ist (Fig. 26).

Weitere Veränderungen spielen sich an den Chromosomen ab. Die vier Schleifen wandeln sich zu kurzen Stäben um, die sich parallel der Längsachse der Spindel einstellen (Fig. 22). Erst zu diesem Zeitpunkt ist bei seitlicher Ansicht die Zahl der Chromosomen festzustellen. Dieselben sind zu zwei und zwei gruppiert. Jedes derselben schnürt sich in zwei hintereinander liegende Tochterstücke durch. Man unterscheidet zwei aus je vier Körnchen bestehende Gruppen (Fig. 23). Je zwei Körnchen der Tochterplatte verschmelzen, so daß dieselbe nunmehr aus zwei der Äquatorialebene parallel gelegenen Stäbchen besteht, von denen jedes die Wertigkeit von zwei Chromosomen besitzt (Fig. 24). Die weiteren Umwandlungen gleichen vermutlich denen, die Schnitzler bei *Clepsidrina ovata* gesehen und in Fig. 7 f. abgebildet hat. Die zwei auf jeder Polseite gelegenen Stäbe richten sich mit ihren einander zugekehrten Enden auf, stellen sich zueinander parallel, um polwärts zu rücken. Das nächste von mir beobachtete Stadium ist in Fig. 25 wiedergegeben. Die Stäbe der Tochterplatten sind auseinander gewichen, die Centrosomen sind ebenso wie die Spindelfasern verschwunden. An den einander zugekehrten Enden stehen die noch aus zwei Chromatinstäben bestehenden Tochterkerne miteinander durch Plastinfäden, denen etwas Chromatin eingelagert ist, in Verbindung. Es sind entweder zwei die Gangspur der Teilstücke des Kernes anzeigende Fäden ausgezogen oder man beobachtet nur einen einzigen solchen Verbindungsstrang, der aus der Aneinanderlagerung zweier Fäden hervorgegangen ist. Die zwei Stäbe der Tochterkerne verschmelzen an ihren Polenden miteinander. Ihre Konturen werden undeutlich, das Chromatin lockert sich auf, nachdem häufig zuvor der Zerfall eines jeden Stäbchens in seine beiden Teilstücke eingetreten ist. Es bildet sich ein kleiner lockerer Kern, in dem man noch kein Caryosom bemerkt (Fig. 34). Später findet man bereits die typischen Kerne vor.

Beim Auseinanderweichen der Kerne streckt sich die Zelle in die Länge (Fig. 25—27), das Plasma färbt sich häufig ziemlich dunkel und zwar tritt diese Erscheinung etwa zur Zeit der Spindelbildung auf. Mehrfach kann man kleine mit Chromatinfarbstoffen sich tingierende Körnchen in der Zelle nachweisen.

Bei der Plasmadurchschnürung können gleich große Teilstücke entstehen; häufig kann man jedoch die Bildung ungleicher Teilprodukte bemerken. Die Kerne der Zellen stellen sich entsprechend der Zellgröße ein.

Bei der Vermehrung der Propagationszellen werden typisch angeordnete Zellhaufen gebildet (Fig. 30—39).

Die aus der Teilung der Propagationszelle hervorgegangenen Tochterindividuen entfernen sich nicht voneinander, sondern bleiben zusammen und platten sich gegenseitig ab (Fig. 30). Die eine der Zellen tritt nun in Teilung ein (Fig. 33). Ihre Produkte ordnen sich derart an, daß sie sich der nicht der Teilung unterlegenen Zelle in charakteristischer Weise anfügen, indem sie dieselbe in ihrer Mitte nehmen (Fig. 32). Dabei gewinnt die betreffende Zelle Keilgestalt und fügt sich wie der Schlußstein eines Gewölbes zwischen die beiden anderen ein (Fig. 34—36). Eine derartige Anordnung der Propagationszellen findet man in der Regel verwirklicht. Zuweilen trifft man auch auf Haufen, wie sie in Fig. 39 wiedergegeben sind, selten begegnet man einer Ansammlung von 4 Zellen. Die Größe der aneinander gekuppelten Propagationszellen und ihrer Kerne innerhalb eines Haufens kann verschieden sein. Es kommt das daher, daß bei der Plasmateilung trotz der Übermittlung gleicher Chromatinmengen nicht immer gleich große Teilprodukte gebildet werden.

Nach Bildung der Propagationszellhaufen scheinen die Propagationszellen noch eine Zeitlang beieinander zu bleiben, um sich dann aus dem Verbande zu lösen. Sie treten entweder von neuem in der eben beschriebenen charakteristischen Weise in die Vermehrung ein oder werden zu Gametoplasten. Welche Bedingungen hierfür ausschlaggebend sind, vermag ich nicht zu sagen, jedenfalls spielt die Größe keine sehr bedeutende Rolle; man findet Gametoplasten wechselnder Größe.

Die Bildung der Gametoplasten (Fig. 40—43) vollzieht sich in folgender Weise:

Die Propagationszelle (Propagationszelle II. Ordnung) tritt in der typischen Weise in Kernteilung ein. Bei der anschließenden Plasmateilung wird nur eine kleine Zelle abgeschnürt (Fig. 40). Ob eine Verschiedenheit in der Größe der Centrosomen vorliegt, muß ich

dahingestellt sein lassen. Beide Zellen, deren Kerne sich entsprechend der Plasmamenge zu verschieden großen Gebilden differenzieren, bleiben beieinander. Die kleine Zelle, die späterhin die Sporocystenhülle zu bilden hilft, setzt sich der Mutterzelle, indem sie sich abplattet, wie eine Kappe auf. Ihr Kern zeigt anfangs die typische Form.

Zwei Gametoplasten legen sich nun aneinander, ohne zu verschmelzen. Dagegen vereinigen sich die beiden kleinen Zellen und bilden eine dünne dichtanliegende Hülle um ihre Mutterzellen.

Ihre Kerne bleiben gesondert und legen sich mit Vorliebe an den Rand der Berührungsfläche der Gametoplasten (Fig. 45, 46, 47, 48, 49). Sie blassen in der Folgezeit mehr ab. Ihr Caryosom wird kleiner; schließlich fast punktförmig und kann verschwinden. Die Gametoplasten besitzen annähernd gleiche Dimensionen, können jedoch in der Größe der Kerne zuweilen Differenzen aufweisen (Fig. 45).

Entsteht nun die Sporocyste stets in der angegebenen Weise? Ich möchte auf das in Fig. 44 abgebildete Stadium verweisen. Der Gametoplast teilt sich. Ob eine Weiterentwicklung erfolgt, kann ich trotz verschiedenfachen Nachsuchens nicht entscheiden. Mehrfach findet man Sporocysten von dem in Fig. 50 wiedergegebenen Charakter. Die Zellen sind in Degeneration begriffen. Vielleicht gehen sie aus dem Stadium Fig. 44 hervor.

Das auf die geschilderte Weise entstandene Gebilde kann man als Sporocyste bezeichnen. In der zweikernigen Sporocystenhülle werden die Sporen des *Myxobolus* gebildet, deren 2-Zahl typisch für die Myxobolen ist. Die in der Sporocystenhülle eingeschlossenen Zellen möchte ich deshalb nicht als Sporoplasten nennen, weil ihre vornehmliche Aufgabe die Bildung der Gameten ist. Die Differenzierung der die Spore bildenden Zellen zu Bausteinen der Spore erfolgt erst nach stattgehabter Verschmelzung der Gameten. Die Folgezeit ist charakterisiert durch die Vermehrung der Gametoplasten. Dieselben treten gleichzeitig (Fig. 48, 52) oder nacheinander in Teilung (Fig. 47, 49, 51, 53). Ihre Teilprodukte vermehren sich ihrerseits, bis ein Zwölfzellstadium entstanden ist Fig. 53—67). Bis zum Sechszellstadium kann man mehrfach die von einem Gametoplasten abstammenden Zellen durch ihre Lage in der Sporocyste noch erkennen. Späterhin wird das unmöglich, da die Teilstücke einer Zelle sich weit voneinander entfernen und an jede Stelle der Sporocyste geraten können. Die Kerne der einzelnen Zellen bis zum Zwölfzellstadium weisen häufig annähernd gleiche

Größe auf. Öfters bemerkt man, hauptsächlich anf dem Stadium zwischen 3 und 10 Zellen Differenzen im Umfang der Zellen.

Nachdem ein Zwölfzellstadium gebildet ist, verschmelzen je 2 Zellen, die Gameten, miteinander und bilden die Copula, ohne daß eine Vereinignng der Kerne stattfindet. Die Gameten lassen sich zuweilen an ihrer zentralen Lage in der Sporocyste erkennen (Fig. 67). Sie sind Isogameten. Morphologische Unterschiede im Vergleich zu den übrigen Zellen kann ich nicht nachweisen. Es ist wahrscheinlich, daß jeder der zur Verschmelzung gelangenden Gameten von je einem der anfänglichen Gametoplasten herrührt. Der Nachweis läßt sich infolge der Vermengung der Zellen bei der Teilung nicht führen.

Bei den Myxobolen liegt ebenso wie bei *Actinosphaerium* (Hertwig), Bacterien (Schaudinn), *Entamoeba coli* (Schaudinn), *Amoeba muris* (Wenyon), *Basidiobolus* (Löwenthal), *Plasmodiophora, Trichomastix* und *Bodo lacertae* (Prowazek) Inzucht vor.

Prowazek hat diese Erscheinung bei *Bodo lacertae, Trichomastix lacertae, Entamoeba coli* mit dem Namen Autogamie belegt.

Unter derselben würde ein geschlechtlicher Vorgang zu betrachten sein, der sich bei einem eine einzige Zelle darstellenden Individuum abspielt (Teilung des Kerns, Bildung zweier Rednktionskörper, Vesschmelzung der reduzierten Kerne).

Bei den übrigen Fällen von Inzucht handelt es sich um Verschmelzung zweier geschlechtlich differenter Zellen, die aus einem Individunm ihren Ursprung nehmen.

Beide Verhältnisse lassen sich meines Erachtens nicht ohne weiteres vergleichen, da auf die Tatsache, daß zwei verschiedene, wenn auch von einem Tiere stammenden Zellen, Gewicht gelegt werden mnß.

Bei *Basidiobolus*, Bacterien, *Actinosphaerium* sind es noch Tochterzellen, die miteinander copulieren; bei *Plasmodiophora* und den Myxobolen führen zwei verschiedene Zellen eines Individnums den geschlechtlichen Akt ans. Hier würden sich wohl die Verhältnisse bei *Polytoma* (vgl. Prowazek) anschließen.

Man findet nunmehr statt eines Zwölf- wieder ein Zehnzellstadium, von denen je 2 Zellen, die Copulae 2 Kerne besitzen. Der Nachweis, daß in der Sporocyste sich kein aus zahlreichen Kernen bestehendes Syncitium, sondern gesonderte Zellen befinden, läßt sich völlig klar nur am lebensfrischen Material, zumal nach Zusatz von Osmiumsäure, beobachten. In den Präparaten verwischen die Zellgrenzen etwas.

Die Vermehrnng der Zellen kann sehr langsam vor sich gehen, so daß man nnr selten Teilungen sieht. Dieselben sind dann häufig in der Einzahl vorhanden. Mitunter trifft man jedoch in einer Sporocyste mehrere in Teilung begriffene Zellen (Fig. 64, 65); im Höchstfalle habe ich deren 5 beobachtet. Die betreffenden Präparate stammten von beulenkranken Tieren, die bei ca. 24 Grad Celsius im Aquarium gehalten worden waren. Es erscheint daher die Temperatur einen Einfluß auf die Entwicklung anszuüben, indem sie dieselbe beschlennigt. Die Tatsache, daß 5 Zellen auf einmal in die Vermehrung eintreten können, weist darauf hin, daß die Gametoplasten nicht in direkter Linie durch fortgesetzte Teilnng ihre somatischen Bestandteile abgeben nnd gegen Ende der Vermehrung, nachdem jeder Gametoplast 4 somatische Zellen gebildet hat, zum Gameten zu werden, sondern legt die Vermutung nahe, daß jede der 12 Zellen sich zum Gameten differenzieren kann. Die Größendifferenzen in den Kernen der einzelnen Zellen können mit der Bildung der Gameten in Beziehung stehen, doch kann man sich verschiedentfach überzeugen, daß gerade die großkernigen Zellen somatischer Natur sind. Bis zur Bildnng des Zwölfzellstadiums findet eine mäßige Vergrößerung der Sporocyste statt. Später nimmt ihr Inhalt bis gegen Ende der Sporenbildung etwas an Größe zu.

Die Kernteilung erfolgt in gleicher Weise wie bei den Propagationszellen. Das Sekundärcaryosom zeigt im Verhältnis zu dem der Propagationszellen etwas größere Dimensionen. Seine Größe kommt hänfig dem des Caryosoms gleich oder fast gleich. Es ist öfters von einem hellen Hof umgeben. Anch in den nicht mehr der Teilung fähigen Zellen (Gameten wie somatische Zellen) wird es gebildet nnd verschwindet später.

Betreffs der Reduktionsteilung der Gameten habe ich insofern nicht völlig ins klare kommen können, als ich keine Cromosomenreduktion gefunden habe. Als 1. Reduktionsteilung kann man eventnell die bei der Umwandlung der Propagationszellen in Gametoplasten erfolgende Abschnürung der Hüllzelle ansehen und dieselbe in Parallele mit der Äquationsteilung der Eizellen setzen. Auf dem Zwölfzellstadium sowie nach Vereinigung der Gameten findet man in der Sporncyste eiu bis vier mit Kernfarbstoff intensiv sich imprägnierende rundliche Gebilde (Fig. 67—75). Sie bestehen aus chromatischer Substanz, die durch Plastin ziemlich stark verklnmpt ist. Mehrfach lassen sie sich in vier durch hellere Substanz (Plastin) in Verbindung stehende Partikel auflösen (Fig. 70). Sie liegen öfters in unmittelbarer Nachbarschaft der Gameten (Fig. 67). Ich habe

ihnen im lebenden Präparat leider keine Bedeutung geschenkt, kann daher nicht sagen ob sie von Plasma nmgeben sind, d. h. selbständige Zellen bilden, oder in das Plasma der Gameten eingebettet sind. Es handelt sich sehr wahrscheinlich um die Reduktionskerne. Jeder Gamet würde einen Reduktionskörper bilden. Sie verschwinden bei der Trennnng des Zehnzellhanfens in zwei (Fig. 76).

Nachdem die Verschmelznng je zweier Gameten eingetreten ist und sich in der Sporocyste zwei Copulae befinden, tritt eine Sonderung des Zehnzellhanfens in zwei ein (Fig. 76). Ans jedem Haufen geht eine Spore hervor. Auf diesem Stadium beginnt sich die Sporocystenhülle deutlich abzuheben. Erst hier ist sie von den verschiedenen Antoren bemerkt worden. Die Bildung der Sporen vollzieht sich in folgender Weise: Zwei Zellen flachen sich ab nnd nehmen die übrigen drei Zellen in ihre Mitte. Sie bilden eine Kapsel, indem sich ihre Ränder, ohne daß eine Verschmelzung eintritt, aufeinander legen (Schalenzellen). Zwei von den eingeschlossenen Zellen werden zu Polkapselzellen. Sie gruppieren sich derart, daß die dritte Zelle, die zweikernige Copula, unter sie zu liegen kommt. Letztere geht vorläufig keine weiteren Veränderungen ein. Die so entstandenen noch unentwickelten beiden Sporen können jede erdenkliche Lage zu einander annehmen. Sie zeigen anfangs eine unregelmäßige durch die gegenseitigen Druckverhältnisse bedingte Gestalt, bei weiterer Differenzierung gleicht sich dieselbe aus und es entsteht die typische abgeplattete Sporenform.

Der Kern der Schalenzellen vergrößert sich nnd nimmt eine längliche wurstförmige oder wetzsteinartige Gestalt an (Fig. 79, 80). Er hellt sich etwas auf und zeigt eine gröbere Struktur. Das Caryosom in seinem Innern verkleinert sich nnd kann völlig oder bis auf einen kleinen dunklen Punkt verschwinden. Seine Membran behält er bei. Austritt von Kernsubstanz ist nicht zu bemerken. Das Plasma der Zelle verwandelt sich in die Schale. Der Kern dürfte hierbei eine wichtige Rolle spielen. Seine Veränderung dentet daranf hin. Er liegt meist am Rande der Schalenzellen an der Berührungsstelle der Schale oder dicht daneben. Nach Beendigung der Schalenbildung etwa zu dem Zeitpunkt, da die Spore ihre definitive Gestalt annimmt, verschwindet er allmählich, er wird immer blasser nnd schnürt sich schließlich in zwei und mehrere Stücke durch, die dann körnig zerfallen. Seine Reste lassen sich noch lange in Form kleiner Körnchen, die Kernfarbstoffe aufspeichern, verfolgen.

Die Bildung der Polkapseln setzt zu Beginn der Sporenbildung, nach Scheidung des Zehnzellhaufens in zwei Haufen ein. Dicht am Zellkerne, der an Volumen etwas zunimmt, blasser wird und eine Größenabnahme des Caryosoms aufweist, erscheint ein kleines Bläschen mit homogenem Inhalte und membranartiger Hülle. Es wächst heran, indem es den Kern einbuchtet, so daß er Bohnengestalt annimmt. Im Innern des Bläschens befindet sich eine Masse, die sich bei schlechter Konservierung als fein gerinnselige Substanz von der Wand zurückzieht. Anfangs ist die Polkapsel rund, bei zunehmender Größe wird sie oval, um schließlich in ihre typische Gestalt, die Birnform, überzugehen. Die Bildung der Polfäden habe ich in ihren Anfängen nicht verfolgt.

Zu dem Zeitpunkte, da die sich bildende Spore eine Abplattung erfährt, treten in ihrem Innern extracellulär fettartige Kügelchen auf (cf. später).

Sporen.

Die ausgebildeten Sporen von *Myxobolus pfeifferi* sind annähernd ovale flache Gebilde. Ihre Länge beträgt durchschnittlich $12-12^1/_2\ \mu$, ihre Breite durchschnittlich $10-10^1/_2\ \mu$. Sie bestehen aus 2 Schalen mit glatter Außen- und Innenfläche, die 2 Polkapseln und deren Kerne, die Copula und fettartige Granula einschließen. Der von den Polkapseln eingenommene Teil der Spore mag im Anschlusse an Thélohan's Ausführungen als Vorderteil bezeichnet werden.

Die beiden vollkommen durchsichtigen annähernd gleich tief ausgebauchten Schalen haben die Form einer flachen Mulde. Ihre Wandungsstärke ist in der Tiefe der Mulde am geringsten und nimmt nach dem Rande hin gleichmäßig zu. Derselbe ist abgeflacht, so daß die Ränder aufeinander passen. Am vorderen Ende jeder Schale befindet sich eine kleine nach innen gerichtete Spitze. Am hinteren Ende bemerkt man öfters an der Innenseite des Randes kleine flache Einbuchtungen. Ihre Zahl und Größe ist nicht konstant. Sie korrespondieren mit denen der anderen Schale. Dieselben lagern wie die beiden Hälften einer Nuß aufeinander. Sie werden durch geringe Mengen gerinnseligen Plasmas fest aneinander gekittet. Zu Seiten des Sporns am Innenrande der Schale münden 2 schmale Kanäle, die in konvergierender Richtung nach außen ziehen. Sie sind nicht in allen Fällen deutlich zu sehen. Sie dienen zum Durchtritt der Polfäden. Thélohan hat gleiche Bildungen bei *Myxobolus mülleri, ellipsoides* gesehen. In der vorderen Hälfte liegen die beiden durchsichtigen, birnförmigen, rings ge-

schlossenen, gleich oder annähernd gleich großen Polkapseln. Sie besitzen eine durchschnittliche Länge von $5^1/_2$—6 μ. Ihre schwach zugespitzt auslaufenden, vorderen Enden konvergieren und liegen zu Seiten des in die Spore hineinragenden Dornes. Sie werden durch gerinnseliges Plasma in ihrer Lage fixiert. Im Inneren einer jeden Kapsel befindet sich der gleichmäßig starke doppelt konturierte Polfaden. Er ist spiralig aufgewunden und besitzt eine Länge von 28—34 μ. Die Zahl der Windungen schwankt zwischen 7—8. Sie beginnen am Fußpol. Das abgestumpfte Ende des Fadens liegt an dem vorderen Ende, dem Entladungspol. Die Anordnung des Fadens, die Richtung, in der er aufgerollt ist, seine Neigung zur Längsachse der Kapsel erhellt aus den beigefügten Zeichungen, die bei einer bestimmten Einstellung wiedergegeben sind. Der Faden scheint in keiner festen Verbindung mit der Kapsel zu stehen, wenigstens kann ich einen solchen nicht nachweisen. Innerhalb des von dem aufgerollten Faden gebildeten tonnenförmigen Bezirkes liegt eine homogene Masse, die bei Behandlung mit Arg. nitricum 1 %, Goldchlorid 1 % deutlich als dunkle Substanz hervortritt. Ihre Umgebung bleibt hell und ist vermutlich mit Flüssigkeit angefüllt. In der Umgebung der Polkapseln findet man Reste gerinnseligen Plasmas sowie die 2 Kerne der beiden Zellen, aus denen die Polkapseln hervorgegangen sind. Die Kerne sind, wenn es sich um ausgebildete Sporen handelt, verklumpt, teilweise in Zerfall begriffen.

Im hinteren Ende der Spore hat die Copula ihren Platz. Sie schmiegt sich der Sporenwand ziemlich dicht an. Zwischen die von den Polkapseln gebildeten Räume entsendet sie 3 etwas zugespitzt auslaufende Fortsätze, von denen der mittlere am längsten ist. Die seitlichen zwischen Sporenwand und äußere Polkapselseite sich erstreckenden Ausläufer sind gewöhnlich nur kurz. Häufig zeigt die Copula nur seitliche scharfe Übergänge zwischen der oberen und äußeren Wand.

Sie besteht aus einem Plasmaklümpchen von feinwabiger Struktur. Eine Ectoplasmaschicht fehlt. Die oberflächlichen etwas verdichteten Waben bilden die Abgrenzung. In seinem Innern beherbergt sie zwei (oder einen) Kerne und eine Vacuole. Einschlüsse irgendwelcher Art fehlen.

Die beiden Kerne stellen typische Bläschen von rundlicher, selten ovaler Form dar.

Sie sind nach dem Schema des Propagationszellkerns gebaut. Das Auftreten eines Sekundärcaryosoms habe ich nicht beobachtet. Die Trennung zwischen chromatischer und achromatischer Kern-

zone ist weniger deutlich. An der lebensfrischen Spore sind die Kerne in vielen Fällen nicht zu sehen. Bei Behandlung mit Osminmsäure treten sie deutlicher hervor. Sie können an jeder Stelle der Copnla liegen, befiuden sich aber niemals innerhalb der jodophilen Vacnole. Häufig sind sie räumlich eine Strecke voneiuander getrennt und liegen in einer zur Längsachse der Spore senkrecht stehenden Ebene. Mitnnter decken sie sich ganz oder teilweise. Mehrfach drängen sie sich dichtaneinander, so daß sie sich berühren.

Die Vacuole hat eine rnndliche Form; ihre Größe ist nicht ganz konstant. An der lebensfrischen Spore kann man sie nicht oder kanm bemerken. Nach Behandlung mit Argentum nitricnm, Alkohol, Osmiumsänre (vgl. Thélohan), Aqua destillata, gewöhnlichem Wasser (bei einzelnen Sporen) beim Erhitzen sowie beim Antrocknen tritt sie dentlicher als heller Bezirk hervor. Sie ist gegen das umgebende Plasma nicht durch eine deutliche Membran abgesetzt. Beim Zusatz von wässeriger oder alkoholischer Jodlösung färbt sich ihr Inhalt mahagonibraun, eine Reaktion, die für die Sporen der Myxobolen spezifisch zu sein scheint (Ausnahme *Myxobolus cerebralis* Hofer). Er erscheint dann zuweilen fast homogen, häufiger bemerkt man verschwommene dunklere und hellere Flecke verschiedener Größe und Form. Der Inhalt scheint mir eine zähflüssige Substanz zu sein, die in der Zelle gleichsam suspendiert ist. In konservierten, mit Farbstoffen behandelten Sporen tingiert sich die Vacuole nicht. Sie imponiert als heller Fleck in der Copula. Durch das Jod wird in der Regel anch in dem zwischen den Polkapseln befindlichen Raume ein kleiner nicht scharf nmgrenzter Bezirk mahagonibraun gefärbt. Die granulaartigen Einschlüsse der Spore haben eine rnndliche Gestalt. Ihre Größe und Zahl ist verschieden; sie liegen oberhalb der Copula an allen beliebigen Stellen. Im Leben glänzen sie stark; sie bräunen sich mit Osmiumsäure. In Alkohol (Thélohan) und Äther lösen sie sich. Es handelt sich, wie schon Thélohan angibt, um fettartige Substanzen. Sie rühren jedoch nicht von dem degenerierten Plasma der Polkapselzellen her, denn sie treten schon auf, wenn dieselben noch nicht in Zerfall begriffen ist.

Viel Interesse ist dem Ausschleudern der Polfäden entgegengebracht worden.

Man kann dieselben auf verschiedene Weise znm Austritt veranlassen: durch chemische Reagentien, wie Glycerin, Salzsäure, Äther, durch Einwirkung von Alkohol, Pottasche auf eingetrocknetes Material, durch Eintrocknung, durch Einwirkung von Fäulnisprodukten, durch den Magen- und Darmsaft, sowie die Galle des Wirtstiers und anderer

Tiere (Hecht, Forelle, Krähe) durch Aqna destillata, dnrch gewöhnliches Wasser, durch Druck. In letzterem Falle werden die Fäden oft nnr zum Teil aus den Kapseln ansgetrieben. Anch gelangen sie häufig nicht nach anßen, sondern in das Innere der Spore; niemals gelingt es an sämtlichen Sporen die Fäden znm Ausschleudern zu bringen, sondern stets nur bei einer beschränkten Menge.

Während Glycerin, Äther, Salzsänre innerhalb kurzer Zeit, Eintrocknnng und Drnck augenblicklich wirken, verstreicht bei Anwendung der übrigen Mittel eine geranme Zeit. Bei Anwendung des Mittels, in dem die Sporen wohl normalerweise die Fäden ausschlendern, im Magen- und Darmsaft des Wirtstieres (auch bei anderen im Lanfe der Zeit einwirkenden Mitteln), geht der Vorgang

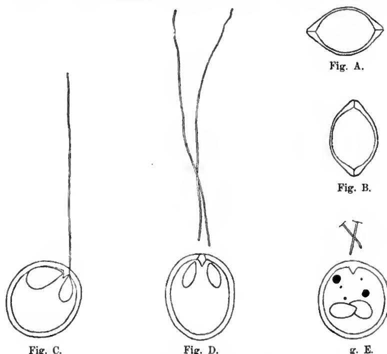


Fig. A—E. Sporen von *Myxobolus pfeifferi.*

Fig. A und Fig. B. Sporen im Querschnitt. — Fig. C. Spore mit einem ausgeschlenderten Polfaden und entsprechend collabierter Polkapsel. — Fig. D. Spore, deren Polfäden sich von den Polkapseln losgelöst haben. — Fig. E. Spore, deren Polkapseln nach Ausschleudern der Polfäden ins Innere der Dauerform gefallen sind.

folgendermaßen vonstatten: Die Polkapseln schwellen durch Imbition von Flüssigkeit (und wahrscheinlich der dadurch zur Quellung gebrachten Inhaltsmasse) auf, während der aufgerollte Faden an Ort und Stelle verbleibt. Sie können auf diese Weise nicht unerheblich an Volumen zunehmen. Schließlich springt unter dem Einfluß des inneren Turgors die Kapsel am zugespitzten Pol (Entladungspol) auf und der Polfaden tritt mit ziemlicher Geschwindigkeit in ganzer Länge hervor, indem er den vorgezeichneten Weg, den oben beschriebenen Kanal benutzt. Während der Faden ganz zu Beginn weite Spiraltouren beschreibt, streckt er sich dann. Beide Phasen folgen schnell aufeinander; man kann sie eben noch beobachten.

Die Spore springt beim Ausschleudern mit einem Ruck nach hinten (vgl. Thélohan). Die Richtung, in der die ausgeschleuderten Fäden liegen, bildet die Fortsetzung der Längsachse der Kapsel. Beide Fäden kreuzen sich auf diese Weise. Nach dem Austritt der Fäden fällt die Kapsel zusammen. Vorläufig bleibt sie an Ort und Stelle liegen. Die Fäden scheinen nicht fest in der Kapsel fixiert. Schon bei geringen Insulten lösen sie sich von den Sporen los und liegen neben denselben. Man gewahrt dann, daß das Hinterende des Fadens ähnlich wie das Vorderende abgestumpft ist.

Über die Bedeutung der Polfäden sind verschiedene Meinungen geäußert worden. Als Haftorgane, die die Spore an die Epithelzellen befestigen, möchte ich sie nicht direkt ansehen. Sie lösen sich, wie bemerkt, leicht von den Polkapseln los. Vielleicht ist ihre Bedeutung darin zu suchen, daß sie die in die Vertiefungen der Schleimhaut eingesenkten Sporen durch den beim Ausschleudern zustande kommenden Ruck fester in das Epithel einkeilen, indem sie sich gleichzeitig gegen die umgebenden Zellen anstemmen. Den Polkapseln ähnliche Gebilde treten, abgesehen von Mesozoen, auch bei anderen Protozoen auf (Gattung *Polykrikos* und *Epistylis umbellaria*).

In der ausgebildeten Spore vollzieht sich der zweite Akt der Copulation, die Verschmelzung der von den beiden Gameten herrührenden Kerne. Die beiden Akte sind hier im Gegensatz zu der als Telosporidia bezeichneten Gruppe zeitlich ziemlich weit voneinander getrennt. Die Vereinigung vollzieht sich in der Weise, daß die Membran der dicht aneinander liegenden Kerne verschmilzt und der Kerninhalt, in dem das Caryosom sich auflöst, ineinander übergeht (Fig. 82—87). Es wird ein grobes Gerüstwerk gebildet, aus dem sich schließlich ein neues Caryosom differenziert. Derartige Copulae beobachtet man nicht häufig. Man findet sie seltener im Myxosporid zur Zeit, da die Bildung der Dauerformen noch im Gange ist, häufiger

nach Überführung der Sporen ins Wasser oder in den Verdauungstractus des Wirtstieres (auch Hecht, Forelle). Das fremde Medium scheint einen Reiz auszuüben, der die beiden Kerne zur Verschmelzung veranlaßt. Bei den übrigen Sporen zeigen die Kerne vielfach die Tendenz, sich aneinander zu legen und gegenseitig etwas abzuflacheu. Das Caryosom ist dann öfters nicht mehr nachweisbar. Hiernnter befinden sich anscheinend auch viele Degenerationsstadien. Die Menge der Sporeu, in denen die Kerne der Copula wirklich zur Verschmelzung kommen, ist nicht groß. Bei gutem Gebrauch der Mikrometerschraube kann man sich oft überzeugen, daß die Kerue zwar dicht aneinander liegen, eine Vereinigung aber doch nicht eingetreten ist.

Die späte Verschmelzung der Kerne der Gameten in den Copulae der ausgebildeten Spore scheint bei den Myxobolen mehr oder weniger die Regel zu sein. In den im Wirtstier befindlichen Dauerformen von *Myxobolus cordis, musculi, squamae* habe ich nur selten zweikernige Copulae gefunden. Die Sporen von *Myxobolus musculi* uud *squamae* mögen in vielen Fällen mehrere Jahre alt gewesen sein. Es scheint, daß häufig für die Kernvereinignng ein äußerer Reiz nötig oder wenigstens vorteilhaft ist, wie er durch Wasser und die Verdauungssäfte des Wirtstieres gesetzt wird. Schuberg und Schröder fanden in *Myxobolus neurobius* und *Henneguya nüsslini* stets nur einen Kern, dessen Bau namentlich bei *Henneguya nüsslini* dem Syncaryon des *Myxobolus pfeifferi* gleicht. Dieser Befund gehört jedenfalls zu den Seltenheiten, im Vergleich zu zahlreichen anderen Myxoboliden.

Die Lebensfähigkeit der Copulae der Sporen innerhalb des Myxosporids bzw. der Gewebe des Wirtstieres scheint keine ganz unbegrenzte zu sein. In einem ausgeheilten Herd des *Myxobolus pfeifferi*, dessen Alter ich nicht feststellen kann, waren die Sporen größtenteils der Copnlae beranbt. Desgleichen findet man in Herden des *Myxobolus musculi* öfters einige, seltener zahlreiche, oder alle Dauerformen mit zerstörter Copula. Auch unter den in sogenannter diffuser Infiltration befindlichen Dauerformen bei vielen Myxolusarten stößt man verschiedentlich auf leere Sporen. Schon zur Zeit, da noch die Danerformenbildung im Gange ist, verlieren einzelne ausgebildete Sporen den Plasmainhalt.

Die dem Wirtstier entnommenen nnd in ein anderes Medium Wasser, Darm-, Magensaft, Galle der Fische überführten Dauerformen gehen im Verlaufe etwa der nächsten Stnnde Veränderungen ein. Dieselben äußern sich dahin, daß die Copula sich abrundet uud von den Wandungen der Spore zurücktritt. Die Polkapseln schwellen

etwas auf (intakte Sporen). Die Spore ist nicht völlig dicht geschlossen.

Die Lebensfähigkeit der Copula in Sporen, die ins Wasser überführt werden, kann ich nicht abgrenzen. *Myxobolus pfeifferi* zeigte nach 4 monatlichem Aufenthalt im Wasser noch intakte Sporen in großer Menge.

Im Verlauf der ersten 48 Stunden schleudern einige der in gewöhnliches Wasser überführten Sporen die Polfäden aus (Bütschli, Cohn, Schuberg, Schröder). Die Copula geht im Anschluß daran zugrunde. In einzelnen anderen zerfällt sie im Laufe der Zeit. Gegen Fäulnis sind die Sporen sehr empfindlich. Eintrocknung ist ihnen gleichfalls schädlich. Die Sporen verlieren dann nach Überbringung ins Wasser zum größten Teil die Copula, bei wenigen bleibt sie erhalten (Infektionsfähigkeit derselben?).

Auf die häufig zu beobachtenden Anomalien in der Entwicklung der propagativen Generation soll hier nicht näher eingegangen werden. Ich kann die Angaben Thélohan's, soweit sie sich auf Myxobolen beziehen, bestätigen [Degeneration der Kerne der Propagationszellen, der Gametoblasten, Entwicklung nur einer Spore in der Sporocyste, abweichende Gestalten der Sporen (vgl. Thélohan, Fig. 78 a u. b), Fehlen der Polkapseln, der Copula, Verminderung der Polkapseln (nur 1 Kapsel), Vermehrung derselben (3—4), mehrere Kerne der Copula (3—4) usw.].

Der Kern der Zellen der propagativen Generation der Myxobolen besteht nach den vorangehenden Ausführungen aus zwei Komponenten, einer chromatischen, locker gebauten Kernzone und einem dicht strukturierten Innenkörper, dem Caryosom. Beide Komponenten bewahren eine gewisse Selbständigkeit zueinander und lassen sich als Vertreter zweier verschiedener Prinzipien ansehen.

Die chromatische Kernzone ist das regulatorische Zentrum der Wechselbeziehungen zwischen der Zelle und ihrer Umgebung. Sie spielt beim Wachstum der Zelle, der Bildung bestimmter Zellorganoide (Polkapseln) und der Umwandlung des Plasmas (Sporenschalen) eine Rolle.

Das Caryosom dagegen hat die Aufgabe, den Teilungsapparat des Kernes zu liefern. Es ist ein cyclisches und zugleich continuierliches Gebilde. Es enthält eine gewisse Menge disponibler chroma-

tischer Substanz, die sich bei der Bildung des Sekundärcaryosoms scheidet und während der Entstehung des Knäuelstadiums aufgebraucht wird oder als Chromidium ins Plasma übertritt.

Zwischen beiden Kernkomponenten existieren Wechselbeziehungen. Bei den der Teilung fähigen Zellen kann man ein korrespondierendes Verhalten in dem Wachstum der chromatischen Kernzone und dem Umfang des Caryosoms beobachten. Dasselbe nimmt an Größe zu, indem es Chromatin absorbiert. Es reguliert gleichsam die Chromatinverhältnisse der funktionell tätigen Kernzone und wirkt daher seinerseits wie ein Kern. In bestimmt differenzierten, der Teilung nicht mehr fähigen Zellen (den Hüllzellen, Schalenzellen, Polkapselzellen) dagegen ist eine kontinuierliche Abnahme des Caryosoms und selbst ein Zugrundegehen desselben zu verzeichnen. Das Caryosom gibt das disponible Chromatin an die chromatische Kernzone, die jetzt nur mehr eine bestimmte Funktion hat ab und schwindet dann. Zuvor kommt es meist zur Bildung des Sekundärcaryosoms, das ja auch Chromatin enthält.

Über die Aufgabe des Caryosoms bzw. des Sekundärcaryosoms bei den geschlechtlichen Vorgängen kann ich, da mir die Einzelheiten der Reduktionsteilungen unbekannt sind, keine Auskunft geben. Das Caryosom ist allen mit dem gleichen Namen belegten Bildungen der übrigen Protozoen, soweit dieselben direkt (Flagellaten, Amöben) (*Amöba crystalligera, polypodia*) Coccidien (*Coccidium schubergi*) oder indirekt den Teilapparat der Kerne liefern, gleichzusetzen. Speziell läßt es sich mit dem Caryosom von *Plasmodiophora* vergleichen, das die Centrosomen liefert. Das Entosom von *Polytoma* scheint gleichfalls hierher zu gehören.

Dem äußeren Anschein nach ähnliche Gebilde wie das Sekundärcaryosom sind mehrfach beobachtet worden.

Moroff fand in den Merozoiten und Schizonten von *Adelea zonula* außer dem Caryosom in der Chromatinzone des Kernes ein kleines Kügelchen, das sich vor der Teilung durchschnürt. Er nannte es Nucleocentrosoma und vergleicht es infolge der Fähigkeit seiner Teilprodukte als Attraktionscentren der chromatischen Substanz bei der Teilung zu dienen mit den echten Centrosomen und sieht deren niederste Anfänge in ihnen. Er erkennt es als ständiges, während der ganzen Entwicklung von Zelle zu Zelle sich fortsetzendes Gebilde. Das Caryosom wird im Gegensatze dazu aus dem Kern bei der Teilung ausgestoßen. Eine Abstammung des Nucleocentrosoma vom Caryosom konnte Moroff nicht beobachten. Infolgedessen ist ein direkter Vergleich mit dem Sekundärcaryosom nicht angängig.

Doch ähneln sich beide Gebilde bezüglich ihrer Funktionen und ihrer kontinuierlichen Fortsetzung von Zelle zu Zelle.

Mit dem grain caryosomien der *Gregarinen* (Léger) läßt sich das Secundärcaryosom insofern nicht vergleichen, als dasselbe nicht den Centrosomen ihre Entstehung gibt und auch nicht caryosomialer Herkunft ist. Ähnlich wie das Sekundärcaryosom spaltet es sich häufig vor der Kernteilung. Das Centrosoma findet sich auf der Kernmembran. Schnitzler konnte jedoch seine nncleäre Herkunft bei *Clepsidrina ovata* beobachten. Bei *Aggregata frenzeli* (vgl. Moroff) und *eberthi* (vgl. Léger und Duboscq) ist es kernendogenen Ursprunges. Eine Ähnlichkeit zwischen dem Caryosom der Gregarinen nnd dem Caryosom der Myxobolen besteht insofern, als dasselbe bei der Teilung anch zugrunde gehen kann, um im Tochterkern neu zu entstehen. „Le Karyosome reste parfois comme emprisonné dans le fuseau, mais le plus souvent il tombe dans le suc nucléaire."

Die Vorgänge bei der Teilung ähneln denen bei *Clepsidrina ovata*. Diese Gregarine besitzt ebenso wie auch *Stylorhynchus* 4 Chromosomen. Das Gleiche gilt für *Urospora lagidis* und *Echinomera hispida*, sowie für die Gregarine aus Rhynchelmis (vgl. Schellack).

Die Verschmelzung zweier Chromosomen in der Tochterplatte zu einem Chromatinstab kann man, wenn man sich auf den Standpunkt der Individualität der Chromosomen stellt, dahin auffassen, daß durch diese Einrichtung eine fortgesetzte Mischung der Anlagen gewährleistet wird.

Für eine Vergleichung der Myxosporidienentwicklung mit der anderer Protozoen wäre es wesentlich, Genaueres über die Entstehung der Propagationszellen zn erfahren.

Nach den bisherigen Untersuchungen nmgibt sich der Kern mit Plasma und wird auf diese Weise zur Propagationszelle. Die übrigen Kerne bleiben als vegetative Kerne im Entoplasma liegen. Die Bildung der generativen Zellen habe ich, wie oben angegeben, nicht im einzelnen verfolgen können. Irgendwelche Anzeichen, daß ihre Entstehung in anderer als der bisher angenommenen Weise sich vollzieht, etwa durch Übertritt von Geschlechtschromatin aus sämtlichen Kernen ins Plasma habe ich nicht bemerkt. Die Entwicklung scheint sich demnach in der Weise zu vollziehen, daß der Kern der Copula eine Anzahl vegetativer Kerne bildet. Dieselben besitzen als indifferente Nuclei gleiche prospektive Potenz. Bei der Propagationszellbildung werden nun nicht sämtliche Kerne direkt aufgebraucht, sondern nur eine Anzahl derselben differenziert sich

dnrch Anreicherung des Chromatins nnd Sonderung des umgebenden Plasmas zu generativen Zellen. Der vegetativen Periode des Parasiten ist jedoch mit der Bildung der Propagationszellen ebenso wie bei den übrigen Protozoen ein Ziel gesetzt. Was nach Abrechnnng derselben übrig bleibt, ist nicht mehr die vegetative Generation in ihrem alten Sinne, sondern ein vielkerniger Körper, dem auszeichnende Merkmale des vegetativen Stadiums fehlen. Er ist nicht mehr fähig nene vegetative Zellen ans sich hervorgehen zu lassen oder weitere Propagationszellen zu bilden. Auch Kernvermehrung scheint zn fehlen. Er besitzt im wesentlichen nnr noch Assimilationsfähigkeit und vermag die damit im unmittelbaren Zusammenhang stehenden Funktionen auszuüben. Insofern führt er seine selbständige Existenz weiter. Seine Aufgabe scheint im wesentlichen in der Ernährung der Propagationszellen zn liegen. Er gibt gleichsam das Substrat und die Hülle ab, in der dieselben sich entwickeln. Ihre weitere Ausbildung dürfte an die Übermittlnng bestimmt verarbeiteter Nährstoffe gebunden sein; sie gehen zugrunde nach Überführung in die Bauchhöhle oder Mnskulatur des Fisches. Sie sind an den Parasitismns im Muttertier gebunden. Im Laufe ihrer weiteren Entwicklung richten sie denselben allmählich zugrunde, die somatischen Kerne agglutinieren und verschwinden, das Plasma kommt teilweise zur Einschmelzung, der Rest degeneriert. Die Erscheinung, daß nach Bildung der Propagationszellen ein Teil der Parasiten als Restkörper übrig bleibt und in seinem Innern die generativen Zellen zur weiteren Entwicklung bringt (vgl. auch Stempell), weist den Myxosporidien eine gewisse Sonderstellung im System zu. Prinzipielle Unterschiede liegen jedoch nicht vor.[1])

Der in seinem Innern Propagationszellen beherbergende Leib des Myxosporids läßt sich mit den bei der Entwicklung der Geschlechtszellen entstehenden Restkörpern bei Foraminiferen, Radiolarien, Hämosporidien, Coccidien, Gregarinen und *Plasmodiophora* vergleichen. Während dieselben bei den genannten Formen keine selbständige Existenz besitzen und mehr oder weniger rasch zugrunde gehen, gewinnen sie bei den Myxosporidien größere Freiheit

[1]) Eine andere Betrachtungsweise wäre die, daß man das Myxosporid vor der Propagationszellbildnng nicht in seiner Gesamtheit als vegetatives Stadium auffaßt, sondern als eine Vereinigung soviel indifferenter Zellen, als Kerne vorbanden sind, ansieht. Eine Anzahl derselben differenziert sich zn Propagationszellen. Vegetatives nnd generatives Stadinm besteben nebeneinander (vgl. *Volvox*). Diese Betrachtungsweise scheint mir durch die Tatsachen nicbt gerechtfertigt.

und führen ein eigenes Leben. Dementsprechend sind sie auch im Gegensatz zu obigen Protozoen mit somatischen Kernen ansgestattet. Anklänge an die vorliegenden Verhältnisse finden sich speziell bei den Gregarinen. Léger beobachtete bei *Stylorhynchus*, daß aus dem Kern der encystierten männlichen nnd weiblichen Gregarine somatische nnd propagatorische Kerne hervorgehen. Letztere rücken an die Oberfläche und werden, indem sie sich mit geringen Mengen von Plasma umgeben, zu Gameten. Der größere Teil des Plasmas bleiht als Restkörper znrück und enthält in seinem Innern wenige somatische Kerne. Die Verhältnisse bei den Myxosporidieu kann man als eine Fortführung dieses Zustandes betrachten. Oh die Propagationszellen an der Oberfläche oder im Innern der Zelle ahgeschnürt werden, ist nicht von gruudlegender Bedeutnng, sondern stellt lediglich zwei im Prinzip gleiche Entstehnngsmöglichkeiten dar.

Die Propagationszellen der Myxosporidien lassen eineu Vergleich mit den Geschlechtszellen der übrigen Protozoen nicht zu. Mit der Bildung der Propagationszellen heginnt wohl die geschlechtliche Generation des Parasiten, das Geschlechtschromatin der indifferenten Zellen gewinnt die Oberhand und veranlaßt die Differenzierung der generativen Zellen. Aus denselben nimmt jedoch noch eine vegetative Generation ihren Ursprung. Aus diesem Grunde läßt sich auch die Vermehrung der Propagationszellen nicht vergleichen mit der Vermehrung der Flagellosporen von *Polystomella*, der Vermehrung der Geschlechtsstadien vou *Pandorina*, *Stephanosphaera* etc. Die Erscheinnng läßt sich vielleicht mit den bei *Ophriocystis* vorliegenden Verhältnissen in Parallele setzen. Es scheint mir, daß man die Schizontes paucinuclées den sich vermehrenden Propagationszellen der Myxosporidien, die Gamonten den aus der Vermehrung hervorgegangenen Propagationszellen gleichsetzen kann. Sie hahen dann eine andere Wertigkeit als die geschlechtlich differenzierten Körper der sich encystierenden Gregarinen.

Üher die systematische Stellung der Myxosporidien vermag ich keine hinreichende Anskunft zu gehen. Es lassen sich jedenfalls gegen ihre Anreihung an Gregarineu, Myxomyceten oder Rhizopoden überwiegende Einwände geltend machen. Die Anreihung an die Gregarineu (vgl. Bütschli und Cohn) scheint mir noch die natürlichste zu sein.

Die Einordnung der Myxosporidien in eine Gruppe von Neosporidia, im Gegensatz zu der der Telosporidien hesteht zn Unrecht. Ich möchte überhaupt stark in Zweifel ziehen, daß es Neosporidia unter den Protozoen gibt.

Auf die Beziehungen zwischen Myxosporidien, Microsporidien, Actinomyxidien ist mehrfach, zuletzt wohl von CAULLERY u. MESNIL, hingewiesen worden. Ich kenne aus eigener Anschauung keinen Vertreter dieser Gruppen genauer. Nach dem Literaturstudium würden sich viele Vergleichspunkte ergeben.

SCHRÖDER ist kürzlich bei seinen Untersuchungen an *Sphaeromyxa labrazesi* LAV. u. MESNIL zu wesentlich anderen Resultaten gelangt, als sie im vorhergehenden geschildert worden sind.

MERCIER hat in zwei aufeinanderfolgenden Arbeiten Angaben über die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi*, speziell über sexuelle Vorgänge gemacht. Es ist die angekündigte ausführliche Mitteilung abzuwarten.

AWERINZEW teilt in einer Arbeit: „Über Myxosporidien aus der Gallenblase der Fische" einiges über die Entwicklung einer *Ceratomyxa*-Art mit. Eine Besprechung wird erst nach Erscheinen der ausführlichen Arbeit möglich sein.

Myxobolus squamae (Fig. 94—96).

Myxobolus squamae findet sich auf den Schuppen der Barbe bei fast sämtlichen Tieren, bald in größerer, bald in geringerer

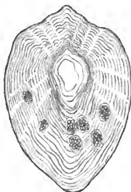


Fig. F.

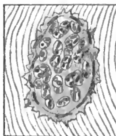


Fig. G.

Fig. F und Fig. G. *Myxobolus squamae*.
Fig. F. Schuppe, die vom *Myxobolus squamae* befallen ist.
Fig. G. Teil einer vom *Myxobolus squamae* befallenen Schuppe.

Menge. Er liegt meist an der Innenfläche der Schuppen, auf der er sich ein flaches Bett aushöhlt. Dasselbe füllt er bis auf eine

schmale Randzone aus. Der Rand der Aushöhlung verläuft nicht glatt, sondern es ragen von ihm kleine Zacken und unregelmäßige Ausbuchtungen in die umgebende Substanz. Man gewinnt stellenweise den Eindruck, als ob mit einem scharfen Instrument am Rande Schuppenmasse abgesplittert worden wäre. Die Aushöhlung selbst besitzt eine mehr oder weniger glatte Fläche. Der Parasit muß die Fähigkeit besitzen, die Substanz der Schuppen aufzulösen. Seine Form ist bald mehr rundlich, bald oval bis langgestreckt, seltener etwas verästelt. Seine Länge schwankt zwischen etwa 50 und 800 μ. Er nimmt entweder den Platz innerhalb einer Lamelle zwischen den konzentrischen Linien ein oder erstreckt sich über mehrere Lamellen. Auf einer Schuppe können ein und mehrere bis etwa 8 Myxosporidienkörper vorhanden sein. Ich habe sie stets nur in weitvorgeschrittener Sporenproduktion oder im Endstadium ihrer Entwicklung als Sporencysten gefunden. Sie sind umgeben von einer verschieden stark entwickelten Bindegewebshülle.

Die Sporen haben eine längliche, ovale Gestalt. Ihre Länge schwankt zwischen 10 und $10^1/_2$ μ, ihre Breite zwischen 8 und $8^1/_2$ μ. Die Länge der Polkapseln erreicht $4^1/_2$ μ. Die Zahl der Windungen der Polfäden beträgt 7—8. Die Sporen besitzen wie bei *Myxobolus pfeifferi* einen am Vorderende in das Innere ragenden Sporn; eine jodophile Vacuole ist vorhanden. Über das Weitere orientieren die Figuren.

In den Vertiefungen der Schlundknochen der Fische trifft man öfters auf ein *Myxobolus*, den ich mit Sicherheit von dem eben beschriebenen nicht unterscheiden kann.

Tafelerklärung.

Tafel XIII.

Fig. 1—93, 97—99. *Myxobolus pfeifferi*.
Fig. 1—27. Propagationszellen.
Fig. 2—20. Bildung des Sekundärcaryosoms und der Centriolen.
Fig. 21—27. Kernteilung.
Fig. 28—29. Zellteilung der Propagationszellen.
Fig. 30—39. Propagationszellhaufen.
Fig. 40—43. Bildung der Gametoplasten.
Fig. 44. Kernteilung eines Gametoplasten.
Fig. 45—75. Sporocysten.
Fig. 76. Ausbildung der Sporen.

Tafel XIV.

Fig. 77—78. Ausbildung der Sporen.
Fig. 79—93. Sporen.
Fig. 79—81. Jugendliche Sporen.
Fig. 82—87. Copulation der Kerne; ein Plasmakeim (Copula) der Spore.
Fig. 88—93. Sporen nach dem Leben.
Fig. 92—93. Nach Behandlung mit Lugol'scher Lösung.
Fig. 94—96. Sporen von *Myxobolus squamae.*
Fig. 97. Somatischer Kern von *Myxobolus pfeifferi*; Caryosom mit Binnenkörper.
Fig. 98—99. Parasitenherd von *Myxobolus pfeifferi* nach dem Leben. Fig. 98 vom 24. 7., Fig. 99 vom 30. 6.

Die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi* Th.

II. Teil.

Von
G. Keysselitz.

(Hierzu Tafel XV u. XVI und 7 Textfiguren.)

Die verschiedenen in der Barbe lebenden Myxobolusarten.

In den Barben habe ich abgesehen von *Myxobolus pfeifferi* von den Vertretern der Myxosporidien nur Myxobolen gefunden (Neckar, Mosel). Dieselben konnte ich in keinem anderen Moselfisch (*Leuciscus cephalus, Chondrostoma nasus, Cottus gobio, Perca fluviatilis, Acerina cernua, Esox lucius, Gobio gobio, Leuciscus erythrophthalmus, Leuciscus rutilus, Abramis brama, Tinca vulgaris*) nachweisen. In einem Fall traf ich im Ovarium und den Eiern einer Barbe (Neckar) ein bisher unbekanntes *Microsporidium*, auf das ich vielleicht später eingehen werde. Es ist der einzige Fall, in dem ich infizierte Eier bei der Barbe gefunden habe. Sämtliche Myxobolen der Barbe sind, wie alle bisher beobachteten *Myxobolus*-Species, Gewebsschmarotzer, und zwar ist jede Species mehr oder weniger an ein bestimmtes Gewebe gebunden. Der Sitz der Parasiten ist kein zufälliger. Mit Ausnahme des *Myxobolus pfeifferi* findet man die einzelnen Arten fast in jeder Barbe, und zwar von einsömmerigen Tieren ab (vgl. später). Zuweilen muß man allerdings längere Zeit nach den verschiedenen Parasiten suchen.

Man trifft von den *Myxobolus*-Arten entweder die Myxo-

sporidienkörper oder nur einzelne Sporen; letztere befinden sich dann im Zustande der sogenannten diffusen Infiltration.[1])

Im nachfolgenden gebrauche ich den Ausdruck Cyste. Es erfordert das insofern eine Erklärung, als Cysten in dem Sinne wie bei Coccidien und Gregarinen nicht vorkommen. Die Myxobolen scheiden keine Cystenhülle ab.

Ich verstehe unter Cyste das Myxosporid, dessen Entwicklung beendet ist. Es stellt ein prall mit Sporen gefülltes Gebilde dar, dessen oberflächliche Abgrenzung von der veränderten, häutchenartigen oder homogenisierten Ectoplasmaschicht sowie der oberflächlichen Entoplasmalage geliefert wird. Der Zeitpunkt, in dem das Myxosporid zur Cyste wird, ist nicht in der Weise festlegbar wie beim Abscheiden einer Cystenhülle.

Von *Myxobolus squamae* habe ich nur Cysten und Endstadien der propagativen Tätigkeit auf den Schuppen, vielleicht in den Vertiefungen der Schlundknochen (vgl. oben) gesehen.

Von der die Kiemen bewohnenden *Myxobolus*-Art fand ich sowohl Cysten wie Stadien der propagativen Periode und zwar nur in den Kiemenblättchen. Der Parasit ist schon von Bütschli beschrieben worden. Dieser fand dieselbe Species auch an den Kiemen von *Leuciscus cephalus* (Häcker). Ich habe den Parasiten nur an Döbeln der Mosel untersuchen können und bei ihnen in den Kiemenblättchen eine andere Art als auf der Barbe gefunden.

Von dem nur flüchtig untersuchten Haut-*Myxobolus* habe ich nur Sporen zu Gesicht bekommen. Sie tragen am Sporenrande einen ziemlich verschieden langen, etwas verjüngt auslaufenden Anhang.

Von *Myxobolus musculi* findet man Stadien der propagativen Periode und Cysten in der Muskulatur und Niere, sowie Sporen in diffuser Infiltration in Niere, Milz und Leber.

Von *Myxobolus cordis* sieht man im Herzen Stadien der propagativen Periode und Cysten; selten Sporen in diffuser Infiltration in Leber, Niere und Milz.

[1]) Unter diffuser Infiltration sind zwei verschiedene Zustände zu verstehen. In dem einen Fall durchsetzen die Myxosporidienkörper das Gewebe, „so daß wir ein histologisches Bild vor uns haben, in welchem Wirtsgewebe und Parasit miteinander abwechseln“, in dem anderen Falle liegen nur Dauerformen zerstreut im Gewebe (vgl. Doflein). Bei Angabe der Verbreitung des Myxosporids im Tierkörper muß man beide Zustände, wie bereits Thélohan betont, voneinander unterscheiden. Isolierte Sporen deuten stets darauf hin, daß an irgend einer Stelle, vielleicht an einem Orte, der dem jeweiligen Platze, da man die Dauerformen findet, entfernt liegt eine Cystenzerstörung stattgefunden hat (vgl. später).

In letzterem Organ traf ich verschiedenfach Sporen, die ich mit Sicherheit nicht bestimmen konnte. Bei der nicht unerheblichen Variabilität der Dauerformen stößt die Feststellung der Species auf Schwierigkeiten; in vielen Fällen dürfte sie gar nicht möglich sein.[1])

Die Sporen sind in der Hauptsache intakt, doch trifft man mehrfach auch Dauerformen, die ihres protoplasmatischen oder gesamten Inhaltes beraubt sind.

Diffuse Infiltration.

Von dem Zustandekommen der diffusen Infiltration der Sporen (vgl. Fig. 65, 76 Thélohan) kann man sich bei einigem Suchen überzeugen. Man findet bei Tieren mit Niereninfektionen [Karpfen (*Myxobolus cyprini*), Rotfeder, Döbel, Nase der Mosel, in Tumoren des *Myxobolus pfeifferi*] gelegentlich in Zerfall begriffene Cysten und im Anschluß daran alle Stadien der Sporenverbreitung in das umgebende Gewebe. Die Dauerformen mögen durch den Blut- und Lymphstrom sowie durch Neubildung normalen Gewebes voneinander entfernt werden.

Ein weiteres günstiges Moment, für die Entstehung der diffusen Sporeninfiltration ist in der Eigentümlichkeit mancher *Myxobolus*-Arten, z. B. *Myxobolus cyprini*, kleine, nicht mehr wachsende Myxosporidienkörper zu produzieren, die nur zwei sie fast ausfüllende Sporen in ihrem Innern entstehen lassen, gegeben. Beim Zerfall eines solchen Myxosporids wird dann ohne weiteres das Bild der diffusen Sporeninfiltration hervorgerufen.

Gelbe Körper.

In Leber, Pankreas, Niere, Milz treten bei Barben auch die sogenannten gelben Körper auf. Dieselben brauchen in keinem Zusammenhang mit einer Myxosporidieninfektion zu stehen; sie finden sich auch in gesunden Fischen bei Karpfen, Schleien, Rotaugen, Rotfedern, Nasen, Döbeln usw. Sie rühren, soweit ich feststellen konnte, von degenerierten Zellen und Zellbezirken sowie Haufen roter Blutkörperchen (namentlich Milz) und

[1]) Für die Speciesbestimmung dürfte neben der Berücksichtigung des Myxosporids die Spore nach wie vor das hauptsächliche Merkmal abgeben. Ein wichtiges Kriterium besteht meines Erachtens auch in den physiologischen Verhältnissen, in der Anzahl der Teilprodukte, die das Myxosporid liefert und in dem Sitz, den die Parasiten im Wirtsgewebe sich aufsuchen.

Leukocyten her (vgl. auch DOFLEIN). Um die degenerierten Zellen, die sich im Laufe der Zeit in eine amorphe Masse umwandeln, kann sich eine bindegewebige Hülle bilden. Bei diesen Degenerationsprozessen können auch in diffuser Infiltration befindliche Sporen, die eventuell intakt bleiben, mit in den gelben Körper gelangen. Dieselben sind im Frühjahr im allgemeinen zahlreicher als im Herbst. Die aufeinanderfolgenden Phasen der fortschreitenden Degeneration konnte ich bei einsömmerigen Zuchtkarpfen, die im Winter im Aquarium gehalten wurden und anstatt ihren normalen Winterschlaf durchzumachen, umherschwammen, im Frühjahr beobachten. Gelbe Körper können auch durch Degeneration des Myxosporids entstehen.

In der Niere von Barben [auch bei Karpfen (*Myxobolus cyprini*) zu beobachten] habe ich zuweilen 40 - 80 mm große, in Degeneration begriffene Protoplasmakörper von gelbem Aussehen gefunden (*Myxobolus musculi*). Sie waren umschlossen von einer zelligen Hülle.

Myxobolus cordis nov. spec.
(Fig. 14, 15, 16.)

Der *Myxobolus cordis* bewohnt die Muskulatur der Herzkammer, selten die der Vorkammer, sehr selten die des Bulbus arteriosus. Sporen des Parasiten findet man in Niere, Leber, Milz in diffuser Infiltration, meist ziemlich vereinzelt. Der Parasit besitzt eine länglich gestreckte, ovale wurstförmige bis keulenförmige Gestalt und erreicht eine Länge von $^1/_4$ bis zu 4 mm; Parasiten von 1 bis $1\,^1/_2$ mm sind häufig. Ich habe nur Stadien der propagativen Periode sowie Cysten gefunden. Über die Dauer der Entwicklung kann ich keine Auskunft geben. Einsömmerige Tiere zeigen bereits die Infektion, die größeren Exemplare sind im allgemeinen stärker behaftet. Der Prozentsatz der befallenen Fische ist sehr hoch. Er beträgt jedenfalls bei Tieren von 20 cm ab ca. 80—90 %. Das eine Körperende des Parasiten ist mehr oder weniger tief in die Muskulatur eingesenkt und von einer zelligen Hülle ähnlich der des *Myxobolus musculi* umgeben. Der übrige, meist größte Körperteil hängt frei in das Lumen der Kammer hinein oder liegt (häufig) zwischen dem ziemlich reichen Trabekelsystem. Er ist eingehüllt in eine einschichtige, dünne Zelllage. Die Zellen besitzen einen länglich gestreckten Kern, ihre Zellgrenzen sind undeutlich, im gleichmäßig entwickelten Plasma treten rundliche, stark lichtbrechende,

sich mit Osmium schwärzende, also fettartige Einschlüsse in wechselnder Menge auf. Die Zellen rühren vielleicht vom Endocard her. Die längliche Gestalt des Parasiten ist nicht durch das Gewebe des Wirtstieres bedingt, er hängt ja in das Lumen des Herzens hinein. Sie geht auf eine Eigengesetzlichkeit des Schmarotzers zurück. Der primäre Sitz dürfte das Herzmuskelgewebe sein. Zu den Organhöhlen bewohnenden Myxosporidien ist der *Myxobolus* nicht zu stellen. Die Menge der einzelnen Parasiten kann recht bedeutend sein. Ich habe mehrfach bei Fischen zwischen 30 und 45 cm Länge, 40—60 Stück gezählt. Da die einzelnen Schmarotzer räumlich voneinander getrennt sind, so halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß jeder einzelne Parasit direkt von einer Copula abstammt. Die einzelnen Schmarotzer können verschieden weit fortgeschrittene Entwicklungsstadien aufweisen (mehrfache Infektion durch Aufnahme von Sporen in den Verdauungstraktus). Die Farbe des Schmarotzers ist weißlich. Zurzeit da die Sporenproduktion erst seit kurzem im Gange ist oder auch schon weitere Fortschritte gemacht hat, gleicht der Parasit einer mäßig mit Flüssigkeit gefüllten Blase von bestimmter Gestalt. Er läßt sich nach allen Seiten mit Leichtigkeit biegen und schmiegt sich der Unterlage an. Beim Anstechen fließt eine milchige, sich allmählich im Wasser verteilende Flüssigkeit heraus (Entoplasma mit somatischen Kernen, Stadien der propagativen Generation). Eigenbewegungen habe ich nicht beobachten können. Bei Zunahme der Sporenproduktion wird das Myxosporid mit der Zeit prall gefüllt (Fig. 14), es wird größer und konsistenter und läßt sich schwerer bewegen. Gegen Ende der Dauerformenbildung gewinnt es eine mehr gelbliche Farbe. Es stellt dann eine prall gefüllte Cyste von meist wachsartiger Konsistenz dar. Die Form ist dieselbe wie früher, öfters zeigen sich 1—3 spindelförmige Auftreibungen. Beim Zerkleinern der Cyste erhält man kleinere und größere Brocken; das Entoplasma ist stark verdichtet, es hält die Sporen ziemlich fest beieinander, so daß sich nur einzelne von ihnen im Wasser verteilen.

Was wird aus diesen Cysten? Man trifft sowohl bei jungen bis ca. 20 cm großen, wie bei alten bis 50 cm langen Tieren derartige Cysten neben den in propagativer Tätigkeit befindlichen Myxosporidienkörpern. Infolgedessen wird man eine immer erneute Infektion annehmen müssen. Es ist merkwürdig, daß man relativ mehr noch in Entwicklung begriffene Parasiten als ausgebildete Cysten findet. Man kann zuweilen mehrere Fische durchsehen bis man auf sie stößt. Es liegt die Vermutung nahe, daß

letztere im Laufe der Zeit beseitigt werden. Wohin sie oder ihre Bestandteile geraten, kann ich nicht sagen. Vielleicht findet eine völlige Vernichtung im Tierkörper statt. Die Menge der in diffuser Infiltration befindlichen Sporen in Milz, Niere, Leber scheint zu gering, als daß man an eine Ablagerung aller aus den Cysten stammender Dauerformen denken könnte. Da ich den *Myxobolus* nie in den genannten Organen gefunden habe, mögen die einzelnen Sporen immerhin aus zerstörten Herzcysten stammen. Der Parasit läßt eine Scheidung von Ento- und Ectoplasma erkennen. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie beim *Myxobolus pfeifferi*.

Die Entwicklung der propagativen Generation habe ich genauer verfolgt und im Prinzip genau dasselbe wie beim *Myxobolus pfeifferi* festgestellt. Die Kerne erreichen etwas größere Dimensionen. Derartig zahlreiche Teilungen der Gametoplasten wie bei *Myxobolus pfeifferi* habe ich nicht gesehen. Betreffs weiterer Einzelheiten verweise ich auf die Schilderung von *Myxobolus pfeifferi*.

Die Sporen.

Die Sporen von *Myxobolus cordis* haben eine ovale Gestalt. Ihre Länge schwankt um 12 μ, ihre Breite um 10 μ, die Länge der Polkapseln um $4\frac{1}{2}$ μ. Die Schalen weisen insofern gegenüber denen von *Myxobolus pfeifferi* eine Besonderheit auf, als sie in einem kleinen Bezirk am Vorderende nur mit der äußeren Kante des nach innen zu

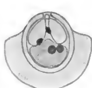

Fig. A.


Fig. B.


Fig. C.

Fig. A—C. Sporen von *Myxobolus cordis* (Fig. C Syncaryon).

stark abgeschrägten Randes aufeinander ruhen. Eine kurze Strecke von der Kante entfernt ragt aus jeder Schalenhälfte nach innen ein runder Zapfen vor, der mit dem der anderen Schalenhälfte sich vereint. An Stelle einer ausführlichen Beschreibung verweise ich auf die Abbildungen. Der Polfaden besitzt 7—8 Windungen, die annähernd quer zur Längsachse der Kapsel gestellt sind. Die Copula ist meist 2kernig, selten 1kernig (Syncaryon). Eine jodophile Vacuole ist vorhanden.

Die Spore trägt einen fächerförmigen Anhang, der 2—3 μ breit ist (vgl. Abbildungen) nnd am Schalenrande ansitzt. Zu seiner Bildnng tragen beide Schalenzellen bei.

Myxobolus musculi nov. spec.
(Fig. 9, 10, 11, 12, 13, 17.)

Der *Mxyobolus musculi* ist bereits von Ludwig, Pfeiffer, Thélohan, Hofer, Doflein gesehen worden. Er hat seinen Prädilectionsort in der Mnsculatnr des Körperstammes. Selten trifft man ihn in den Flossenmuskeln, noch seltener in denen des Kopfes (Kiemendeckelmuskulatnr), vereinzelt in der Niere.[1]) Sporen in diffuser Infiltration kommen in Leber, Milz, Niere (cf. Thélohan Fig. 65) und im Ovar (nicht in den Eiern) vor. Man findet das Myxosporid in der Muskulatur innerhalb der Muskelfasern, zwischen denselben nnd in den bindegewebigen Septen des Muskels. Der Parasit lebt in Barben jedes Alters. Die jüngsten mit ihm behafteten Tiere, die ich gefunden habe waren ca. 2 Monate alt. Bei Tieren, die älter als 12 Monate sind, tritt er fast regelmäßig auf. Am stärksten sind die größeren Exemplare von 25 nnd mehr Zentimeter Länge befallen, doch gibt es auch nnter ihnen zahlreiche Tiere, die nur schwach infiziert sind. Bei manchen Fischen ist die Muskulatur förmlich von Parasiten durchsetzt. Fast stets trifft man den *Myxobolus* im Endstadium seiner Entwicklung als Cyste oder in weit fortgeschrittener propagative Tätigkeit.

Die jüngsten von mir beobachteten Stadien des *Myxobolus* befanden sich in ca. 2 Monate alten Barben, sie lagen stets in der Mnskelfaser (mit einer Ausnahme). Der Parasit scheint in erster Linie Zellschmarotzer zu sein. Irgend welche reaktiven Veränderungen der befallenen Zelle waren nicht zn beobachten. Die Fibrillen lagen dem Parasiten dicht an (cf. die gleichen Verhältnisse bei den Sarcosporidien). Allerdings macht es verschiedenfach den Eindruck, als ob sich an der den Parasiten begrenzenden Fläche der Muskelfaser eine änßerst feine die Muskelzelle abschließende Membran-gebildet habe. Eine vom Wirtstier gelieferte Hülle fehlte. Reizzustände und Hypertrophien der Zelle konnte ich nicht feststellen. Das Myxosporid war bereits in die propagative Periode eingetreten (Anwesen-

[1]) Die Myxosporidienkörper in der Niere weisen im allgemeinen eine geringere Größe als die in der Mnskulatur auf. Man kann den Parasiten für einen speziell an die Muskulatnr angepaßten Schmarotzer ansehen, der sich anch in der Niere festsetzen kann, hier jedoch nicht die für ihn günstigen Bedingnngen findet.

heit von Propagationszellen und Bildungsstadien der Sporen, keine ansgebildeten Sporen). Das vegetative Stadium kann also von recht kurzer Daner sein.

Ich vermisse bei dem Parasiten eine klar differenzierte Ectoplasmaschicht. Das dicht mit Propagationszellen vollgepfropfte Entoplasma verdichtet sich an der Oberfläche zu einem abgrenzenden Häutchen, wie man es stellenweise anch bei *Myxobolus pfeifferi* findet.

Die folgenden Ansführungen beziehen sich auf die späteren Stadien der propagativen Tätigkeit und die Cysten.

Der Parasit tritt sowoh innerhalb der Muskelfaser wie im Perimysium in kleineren, ans einem oder mehreren bis etwa 12 annährend gleich oder verschieden großen Körpern bestehenden Herden auf, in denen die einzelnen Myxosporidien dicht gedrängt, oder kleine Strecken voneinander entfernt zusammen liegen. Vielfach findet man in einer Muskelfaser mehrere, durch kleine Zwischenräume voneinander entfernte Parasiten beieinander (Mnskelrosenkränze von Pfeiffer). Die Herde haben ebenso wie die größeren Parasiten eine längliche Gestalt nnd sind mit ihrem größten Durchmesser der Muskelfaser parallel angeordnet. Sie erreichen eine Länge von ca. 3 höchstens 4 mm und eine Breite von ca. 1 mm. Meist werden sie nicht länger als 2 mm. Der einzelne Parasit kann mitunter eine Länge von 2 mm erreichen; die kleinsten Formen sind 24 μ groß. Die Herde sind makroskopisch leicht sichtbar. Sie imponieren in dem frischen durchscheinenden, bläulich schimmernden Muskelfleisch als nndnrchsichtige weiße Körper. Sie lassen sich mitnnter ziemlich rein aus dem Muskel herausausschälen. Jeder einzelne isoliert; liegende oder in einem Herd befindliche Parasit ist nmgeben von einer zelligen Hülle, deren Stärke in den einzelnen Fällen wechselt, sich jedoch nicht nach der Größe des Schmarotzers richtet. Die nmhüllende Zellen besitzen längliche Kerne, ähnlich denen des Perimysiums. Ihr Plasma zeigt fädige Strukturen, die einzelnen Zellen liegen dicht aufeinander, so daß ihre Grenzen verwischen. Ein ganzer Herd kann selbst wieder von einer solchen Hülle eingefaßt sein. Sie dürfte von Zellen des Perimysinms geliefert werden und entsteht während der propagativen Periode des Parasiten.

Wie kann sich dieselbe bei dem in einer Zelle gelegenen Stadien bilden? Man kann fast immer bemerken, daß der Parasit an mehreren oder auch nur an einer Stelle die Oberfläche der Faser berührt. Einer Ableitnng der Hüllzellen vom Perimysium stellen sich keine Schwierigkeiten entgegen.

Die Cysten sind vollgestopft mit Sporen, die der Oberfläche des Parasiten eine höckerige Gestalt geben. Bei den jüngeren Cystenstadien findet man in der Umgebung der Sporen gerinnseliges Entoplasma, in dem selten Züge und Brocken eines schwarzen Pigmentes liegen. Den Abschluß gegen die Umgebung bildet ein dünnes Häutchen (Umwandlung des Ectoplasmas). Bei den älteren Cysten ist dasselbe mit samt den Entoplasmazügen größtenteils verschwunden. Die zellige Hülle sendet kurze Ausläufer zwischen die oberflächlich gelegenen Sporen aus. Dieselben liegen in dem vom Wirtstier gebildeten Säckchen.

Die durch den Parasiten hervorgerufenen Schäden dürften nicht bedeutend sein. Schädigungen auf das umgebende Gewebe vermag er nur während der vegetativen und propagativen Periode, durch Einschmelzung der Umgebung (Muskelfaser) auszuüben. Nach Beendigung der Sporenbildung ist seine Bedeutung als Schmarotzer erschöpft, er ist nur mehr Fremdkörper. Die zwischen den Muskelfasern gelegenen Herde oder einzelnen Cysten drängen die Fasern lokal auseinander, in der Regel ohne irgend welche Veränderungen an ihnen hervorzurufen. Eine Gefäßneubildung fehlt in ihrer Nachbarschaft, doch kann man verschiedenfach eine Wucherung des Perimysiums nachweisen. Die in der Faser selbst befindlichen, von einer zelligen Hülle umgebenen Parasiten unterbrechen an der Stelle, wo sie liegen, die Fibrillen ohne sonstige Schäden zu veranlassen. Die Fibrillen gehen bis unmittelbar an die zellige Hülle heran (vgl. oben). Mehrfach findet man oberhalb der größeren Parasiten im Sarcoplasma eine feine Körnung. In diesem Falle zeigen die Fibrillen in ihrer Lage eine Lockerung wie nach Behandlung der Muskelzelle mit 0,1 proz. Chromsäure. Muskelfasern, die von mehreren hintereinander liegenden, durch kleine Zwischenräume getrennte Parasiten befallen sind, zeigen öfters eine Abnahme ihres Umfangs und der Zahl ihrer Fibrillen. Es scheinen wohl diejenigen Fibrillen, die an einer Stelle eine Kontinuitätstrennung erlitten haben, fortzubestehen. Dagegen kommen, soweit ich feststellen konnte, Teile von Fibrillen, die zwischen aufeinander folgenden Parasiten liegen zur Einschmelzung. Das Fortbestehen der Faser ist so lange möglich wie der Parasit nicht das ganze Querschnittslumen ausfüllt. Ist letzteres der Fall, so stirbt die Faser in ihrer ganzen Ausdehnung ab. Die zwischen den Muskelfasern gelegenen Myxosporidienkörper lagen vielleicht zu Anfang in einer Muskelfaser, haben diese jedoch bei ihrem Wachstum zur Verödung gebracht (vgl. Pfeiffer).

Wie entstehen die Herde? Ich vermute, daß diesselben aus

je einer Copnla hervorgehen; daß das Myxosporid mithin nur einmal und zwar eine lokale Vermehrung durchmacht und sich nicht anf seiner aktiven beziehungsweise passiven Wanderung teilt. Da die Körper des Parasiten eine kleine Strecke voneinander entfernt liegen können, dürften sie vermntlich nnr während des vegetativen Lebens eigene Bewegungsfähigkeit besitzen (vgl. die abweichenden Verhältnisse bei *Myxobolus ellipsoides* und *Myxobolus cyprini*, die eine viel stärkere Teilungstendenz beknnden).

Über das Schicksal der Cysten vermag ich wenig anzugeben. Sie scheinen an Ort und Stelle liegen zu bleiben. Ich habe niemals Anzeichen dafür gefnnden, daß sie gänzlich beseitigt werden. In einer sehr wechselnden Anzahl der Cysten sind die Dauerformen sämtlich oder teilweise abgestorben. Znweilen findet man neben den rings von einem zelligen Häutchen nmgebenen Cysten isolierte Sporen liegen. Ich möchte dieselben auf einen Zerfall kleiner Teiltiere des Parasiten nach beendeter Sporenbildung znrückführen. Vielleicht mag anch eine teilweise Zerstörung der Cyste stattgefunden haben.

Znr Verbreinng der Infektion des *Myxobolus musculi* würde, da der Parasit aus dem Körper des Wirtstieres nicht ins Freie dringen kann, die Vernichtung des Wirtstiers notwendig sein (Verbreitnng der Infektion durch Raubfische?)

Die Infektion mit *Myxobolus musculi* ist für das Wirtstier anscheinend bedeutungslos. Auch Pfeiffer weist daranf hin. Selbst Tiere, deren Musknlatur mit Parasiten durchsetzt ist, zeigen keine krankhaften Symptome. Es sind wohlgenährte, vollwichtige Exemplare. Zuweilen findet man allerdings anch unter ihnen stark abgemagerte Tiere. Die Abmagerung hat jedoch kaum etwas mit der Infektion zu tun, sondern dürfte das Zeichen einer konstitutionellen Erkrankung sein, die bei Flußfischen (Barben, Makrelen der Mosel) sowie bei Znchttieren (Karpfen, Schleien) garnicht so selten zn sein scheint.

Sporen.

Die Sporen von *Myxobolus musculi* haben eine ovale Gestalt. Ihre Länge schwankt um 11 μ, ihre Breite um 8 μ. Die beiden Polkapseln weisen meist ungleiche Dimensionen auf, die Länge der einen schwankt um 6 μ, die der anderen um 4 μ. Über die Schalen gilt das gleiche wie bei *Myxobolus cordis*. Der Zapfen ist der vorderen Kante mehr genähert. Die Zahl der Windungen der Polfäden beträgt in der größeren Kapsel 5 in der kleineren 4, sie bilden mit der

Längsachse der Kapsel nur einen kleinen Winkel, sind also schräg gestellt. Die Copula ist meist zweikernig, selten einkernig (Syncaryon). Eine jodophile Vakuole ist vorhanden.



Fig. D.



Fig. E.

Textfig. D u. E. Sporen von *Myxobolus musculi* (Fig. E Syncaryon).

Ich habe mehrfach an diesen Sporen ebenso wie bei *Myxobolus cordis* einen fächerförmigen aber kleineren nur auf das letzte Drittel der Spore beschränkten Anhang gesehen. Ich glaube nicht, daß es sich um eine besondere von *Myxobolus musculi* zu trennende Art handelt.

Myxobolus pfeifferi.

Die Barbenseuche wird verursacht durch den *Myxobolus pfeifferi* Th. Die Krankheit wird vielfach nach ihren wesentlichsten Symptome der Anwesenheit von Beulen an der Körperoberfläche Beulenkrankheit genannt. Durch diesen Namen, der nichts über die Ätiologie der äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen besagt, werden die zahlreichen durch Tumoren (Beulen, Knötchen) charakterisierten Krankheiten der Fische, die in der Hauptsache durch Vertreter der *Myxosporidien* und *Microsporidien* hervorgerufen werden, zusammengefaßt.

Hofer hat daher die Beulenkrankheit der Barbe, da sie durch einen *Myxobolus* verursacht wird, zur spezielleren Abgrenzung als *Myxoboliasis tuberosa* bezeichnet.

Zum Genus *Myxobolus* [1]) gehören nun verschiedene Species, die bei Fischen Beulen erzeugen können. Der Name *Myxoboliasis tuberosa*

[1]) Vertreter der Gattung *Henneguya*, die gemeinsam mit der Gattung *Myxobolus* zu den Myxoboliden gehört, können gleichfalls Beulenkrankheiten verursachen, z. B. *Henneguya zschokkei* [Gurley] bei Coregonen (*Coregonus schinzii* var. *helveticus* [Fatio]. Zschokke: Die Myxosporidien der Gattung Coregonus. Centralbl. f. Bakt. I. Abt. XXIII. Bd. 1898. Vgl. Seligo: Myxosporidienkrankheit der kleinen Muräne. Mitteil. d. westpreuß. Fischereivereins Bd. 3 1890. Nufer: Die Fische des Vierwaldstädtersees. Luzern 1906. Hartmann: Helvetische Ichthyologie 1827. (Der Hecht.)

ist daher selbst wieder ein Sammelbegriff für zahlreiche von verschiedenen *Myxobolus*species verursachte, durch Tumoren charakterisierte Krankheiten z. B.

Myxoboliasis tuberosa verursacht durch *Myxobolus monurus* [GURLEY] bei *Aphredodorus sayanus* [RYDER].

Myxoboliasis tuberosa, verursacht durch *Myxobolus lintoni* [GURLEY] bei *Cyprinodon variegatus* [LACÉP].

Myxoboliasis tuberosa, verursacht durch *Myxobolus pfeifferi* bei *Barbus fluviatilis* [CUV.][2])

Verbreitung des Parasiten.

Myxobolus pfeifferi ist angeblich in seiner Verbreitung nicht allein auf die Barbe beschränkt, sondern kommt nach PFEIFFER auch noch bei anderen mit der Barbe zusammen lebenden Fischen,

[2]) Die Barbe ist stark von Parasiten heimgesucht (vgl. auch NUFER: Die Fische des Vierwaldstädtersees). In ihrem Darm leben selbst bei einjährigen Fischen oft ganz enorme Mengen von Echinorhynchen (*Echinorhynchus nodulosus*), ferner kommt vereinzelt ein *Proteocephalus* vor. Von Protozoen trifft man mehrfach eine *Octomitus*-Art (*Urophagus intestinalis* [DUJ.] emend. MOROFF?). Auf der Haut kommen ein Ergasilide, ferner Piscicolen (häufig in der Mundhöhle) und *Cystobranchus respirans* vor. Von Protozoen trifft man *Ichthyophthirius multifiliis*, *Costia necatrix*, *Chilodon cyprini*, *Cyclochaeta* spec. Auf den Kiemen lebt neben den genannten Protozoen noch ein parasitäres *Suctor*. Ferner trifft man zuweilen auch Dactylogyren (*Dactylogyrus malleus*?) und Gyrodactylen. Im Blute finden sich fast regelmäßig Trypanosomen und Trypanoplasmen (*Trypanosoma barbi* [BRUMPT], *Trypanoplasma barbi* [BRUMPT]. Unter den Trypanoplasmen beobachtete ich im Dezember, März bis Mai einzelne große schwerfällige Formen, die durch die Anwesenheit bei schwacher Vergrößerung schwärzlich aussehender, dicht gedrängt liegender Körner ausgezeichnet waren. Bei einer Kontrolle mit stärkeren Systemen findet man, daß die betreffenden Einschlüsse stark glänzen, eine rundliche Gestalt aufweisen und gelbliche Färbung besitzen (Pigment? vgl. LÉGER: Sur la morphologie du Trypanoplasma des Vairons). Die betreffenden Stadien sind vermutlich weibliche Formen, die die Infektion im Fischkörper erhalten. Neben ihnen beobachtet man schneller bewegliche plasmaärmere Formen ohne die fraglichen Einschlüsse. Ihre Ausbildung ist wie die des *Trypanoplasma borreli* variabel. Sie fanden sich in wechselnder Zahl von Anfang Juni ab ausschließlich vor und stammen wohl von den oben geschilderten Stadien ab. Als Überträger dürfte *Cystobranchus respirans*, der neben den Piscicolen auf den Barben schmarotzt, in Betracht kommen. Im Verdauungstraktus dieses Egels habe ich mehrfach Entwicklungsstadien von *Trypanoplasma* gefunden, von denen einzelne, von ähnlicher Gestalt wie die von mir in Fig. 82—85 (Arch. f. Protistenk. 1906) abgebildeten Formen, die bei schwachen Vergrößerungen schwärzlich aussehenden oben erwähnten Einschlüsse enthielten. In den spärlich untersuchten Piscicolen konnte ich keine Flagellaten feststellen.

bei Hechten[1]) und Barschen nach C. Raveret-Wattel bei Schleien (Rhône), wie ich erfahre auch bei Nasen, Äschen und Forellen vor. Ich habe bei diesen Tieren die Krankheit nicht beobachten können; auch konnte ich niemals bei ihnen (Äschen konnte ich nicht untersuchen) ebenso wenig wie bei allen anderen Moselfischen, die ich zu kontrollieren Gelegenheit hatte, den Parasiten finden. Infolgedessen muß ich auch die Frage, ob die durch den *Myxobolus pfeifferi* hervorgerufene Myxoboliasis tuberosa auf andere Fische übergeht, offen lassen. Es erscheint nicht ohne weiteres gerechtfertigt, aus der Gleichheit der äußeren Symptome auf denselben Erreger zu schließen.

Die Myxoboliden unterliegen, ebenso wie Coccidien, Gregarinen, Hämosporiden, Flagellaten, Rhizopoden einem Generationswechsel.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi* setzen zu Mitte April ein. Zu diesem Zeitpunkte ist die vegetative Periode im Leben dieses *Myxobolus*, die durch seine Vermehrung ausgezeichnet ist, beendet. Er befindet sich in der zweiten Phase seiner Entwicklung. Die geschlechtliche Generation ist vorhanden. Die Propagationszellen sind in der Vermehrung und der Bildung von Dauerformen begriffen, von denen bereits einige wenige in fertigem Zustande vorhanden sind. Die einzelnen, mehr oder weniger zahlreichen Myxosporidienkörper liegen dicht gedrängt in größeren oder kleineren Herden beieinander. Die einzelnen Parasiten sind durch ein zellreiches Bindegewebe, in dem zahlreiche Blutgefäße ihren Weg nehmen, voneinander getrennt.

Sie befinden sich auf annähernd gleichem Entwicklungsgrad; auch weisen die Herde der zu gleichen Zeiten gefangenen Tiere stets etwa die gleiche Entwicklung der einzelnen Myxosporidienkörper auf.

Die Krankheit befällt Barben jeden Alters. Den Prozentsatz der gesamten infizierten Tiere 1906 kann ich auch nicht schätzungsweise angeben. Unter den kleineren 7—15 cm langen Barben die zwischen Mitte Mai und Ende Juni in der Strecke von Conz bis Trier gefischt wurden, mögen ca. 8% erkrankt gewesen sein. Am stärksten sind Barben bis zu einer Länge von 40 cm, weniger die

[1]) Pfeiffer: Untersuchungen über den Krebs, 1893 schreibt: Verfasser hat im Frühjahr 1892 nur einen Hecht mit solchen Muskelbeulen zur Untersuchung erhalten aus Wasserliesch bei Trier. Es fanden sich beim schichtweisen Abtragen der Muskulatur gegen 40 graugelbe Beulen mit verwaschenen Rändern von Gerstenkorn- bis Taubeneigröße usw. (*Myxobolus pfeifferi*?). Vgl. Hartmann: Helvetische Ichthyologie 1827.

großen Exemplare befallen. Unter Tieren von 50 und mehr Centimeter findet man sogar ziemlich selten Tumoren.

Die meisten Fische gehen an der Infektion zugrunde und zwar in der Zeit von Anfang April (viele, besonders kleine Fische, wahrscheinlich schon früher) bis Ende Oktober. Das Hauptsterben stellt sich in der heißesten Zeit im Juli und August ein. Die kleinen Barben von ca. 7—15 cm Länge sind schon zu Mitte Juli großenteils verschwunden. Sie erliegen früher der Infektion. Ausheilungen kommen vor; die einmalige überstandene Krankheit schützt nicht vor einer neuen Infektion, man findet zuweilen Tiere mit alten „ausgeheilten“ und frischen Beulen. Ein Recidiv halte ich der ganzen Entwicklung des Parasiten nach für ausgeschlossen.[1])

Das Wachstum der Parasiten scheint sich in seiner Intensität nach der Temperatur zu richten.

---

[1]) Auch die Entwicklung der Organhöhlen bewohnenden Myxosporidien scheint in ähnlicher Weise zu verlaufen. In Bergen (Norwegen) hatte ich vor 3 Jahren Gelegenheit, ein *Myxidium* (ähnlich dem *Myxidium incurvatum*) aus der Gallenblase von *Gadus virens* [KÖHLER] zu untersuchen. Dasselbe ruft bei den befallenen Tieren eine starke Cystitis hervor. Die Wand der Gallenblase kann bis auf das 3—4 fache ihres normalen Zustandes verdickt sein. Es stellt sich eine Wucherung der Schleimhaut ein, die sich erheblich in Falten legt; bindegewebige Verdickungen sind nicht bedeutend. Die Parasiten setzen sich zum großen Teil an das Epithel fest. In einem Fall fand ich in einer infizierten Harnblase des Hechtes mehrere Distomeen. Dieselben waren dicht bedeckt von kleinen Myxidienkörpern, die sich auf ihnen festgesetzt hatten. Der Parasit zeigt also nur die Tendenz, sich festzusetzen; die Stelle, wo er sich vor Anker legt, ist vielleicht beliebig. Die derartig verdickte Gallenblase besitzt eine grau-weißliche Färbung; der Inhalt ist ein dicker Brei von grau-grünlichem Aussehen. Er enthält nur einzelne oder zahlreiche Sporen des Myxidiums und sehr viel Myxidienkörper, die in Sporenbildung begriffen sind. Ein späterer Zustand ist folgender: Die Wanderung der Gallenblase ist nur noch wenig verdickt, die grünliche Galle schimmert wie in normalem Zustande durch. Sie ist leicht oder kaum getrübt, enthält zahlreiche Sporen und spärliche im letzten Stadium der Dauerformenbildung begriffene Myxidien. Schließlich findet man Tiere mit normaler Gallenblase, die Galle enthält nur spärliche Dauerformen und keine oder ganz wenige mit Sporen gefüllte Myxidienkörper. Es kann demnach zu einer Ausheilung kommen. [Alle diese Tiere hatten eine Größe von 20 und mehr Centimetern; genauere Messungen habe ich leider unterlassen.] Die einzelnen Myxidienkörper treten also zu ungefähr gleicher Zeit in die Sporenbildung ein. Dasselbe gilt auch für *Myxidium lieberkühni*. Vegetative und propagative Periode sind hier unabhängig von der Jahreszeit (vgl. COHN). Man findet im Sommer und Winter Tiere, deren Parasiten im vegetativen Stadium oder generativer Tätigkeit begriffen sind. Jüngere *Gadus virens* [KÖHLER] von ca. 12—14 cm Länge sind nur sehr selten infiziert. (An welchen Stellen erfolgt die Infektion? Lassen sich aus der Infektion Schlüsse betreffs Herkunft und Wanderung der Fische ziehen?)

Man kann bei Tieren, die bei Temperaturen von 25 und mehr Grad Cels. in Aquarien gehalten werden, sich fast täglich von der Vergrößerung der Beulen überzeugen.

Größe und Sitz der Tumoren.

Der Umfang der Tumoren, wie sie sich zwischen April und September finden, schwankt zwischen Hirsekorn und über Hühnereigröße. Ihre Gestalt ist bald mehr länglich gestreckt, wie ein Dattelkern, bald mehr oval bis kugelig. Sie können an einem Fisch in größerer Anzahl bis zu 23 Stück auftreten und weisen dann nur geringfügige oder auch erhebliche Unterschiede in ihren Dimensionen auf. Meist findet man bei einem Fisch nicht mehr wie 3—4 Tumoren, häufig nur einen einzigen. Sie sind fast stets räumlich voneinander getrennt, sehr selten tritt eine Verschmelzung ein. Die Größe der Parasitenherde richtet sich nicht nach der Größe des Fisches. Man findet große Fische mit kleinen, kleine mit großen Beulen. Die ausgedehntesten Tumoren zeigen naturgemäß die größeren Tiere von 25—40 cm Länge. Ich fand bei einem lebenden 27 cm langen Exemplar (Juli) eine 7 cm lange, 3 cm starke, 4 cm breite, einheitliche Beule. Bei kleinen Barben von 20 cm Länge sind solche von fast Taubeneigröße keine Seltenheit. 10—14 cm lange Fische können Tumoren bis zu Bohnengröße tragen. Bei Tieren von über 50 cm Länge sind die Beulen meist relativ klein, gewöhnlich ist nur ein Tumor vorhanden.

Der Herde haben ihren Sitz in der Muskulatur des Körperstammes und in den blutreicheren Muskeln der Brust- und Bauchflossen, zuweilen im Peritoneum, selten am Darm.[1]) 1. Fall: Herd in Höhe der Schlundzähne, 2. Fall: Herd am Enddarm, 3. Fall: Herd am sog. Magen und Kopf (Tumor, der die Pseudo-branchie einbezogen hatte). Niemals scheint die Hautmuskulatur allein der Sitz des Parasiten zu sein. Skeletteilen weicht er aus und greift sie nicht an. Bei einer Vermehrung kann er die Körperwand durchbrechen und innere Organe wie Herz[2]), Hoden, Leber, Niere mit

[1]) Thélohan hat ebenfalls den Parasiten am Darm beobachtet.

[2]) In einem Falle war die Vorkammer angegriffen. Im Parasitenherd hatte sich ein rings geschlossener, von einer dünnen Bindegewebsschicht ausgekleideter Hohlraum gebildet, der mit Serum angefüllt war. Pfeiffer hat bei infizierten Barben einen Fall beobachtet, bei dem das rechte Ovarium gänzlich in eine einzige 112 Gramm schwere Myxosporidienmasse verwandelt war. Bei einer anderen Barbe hatte die Geschwulst ihren Ausgang von den Kaumuskeln genommen und war durch (?) den Knochen in die Augenhöhle durchgebrochen. Sie verursachte einen fast vollständigen Exophthalmus.

einbeziehen. Zuweilen findet im Anschluß an den Dnrchbruch in die Banchhöhle eine Ausstreuung von Parasiten über das Peritoneum statt. Dasselbe ist dann in mehr oder weniger großen Ausdehnnng mit ca. stecknadelkopfgroßen aus einem oder mehreren Myxosporidienkörpern bestehenden Herden bedeckt. Die vom Peritonenm ausgehenden Tnmoren, die auch Thélohan gesehen hat, können einen Umfang von Haselnnß- bis Taubeneigröße erreichen. Ich sah sie bei Tieren von 25—32 cm Länge. Sie hatten keine anderen Organe bei ihrer Entwicklung mit einbezogen, sondern lagen dem Peritoneum an einer Stelle angeheftet frei in der Banchhöhle. Ihre Oberfläche war von zahlreichen vom Peritoneum ausgehenden Blntgefäßen bedeckt. Die in der Muskulatur befindlichen Beulen haben ihren Prädilektionsort an den Seiten des Fisches in Höhe der Banch- und Brustflossen und in den zwischen dieser Strecke gelegenen Bezirken. Kleine Barben tragen öfters Beulen auf der Oberfläche des Körpers direkt hinter dem Kopfe. Der Parasit kann verschiedene Muskelgruppen gleichzeitig erfassen.

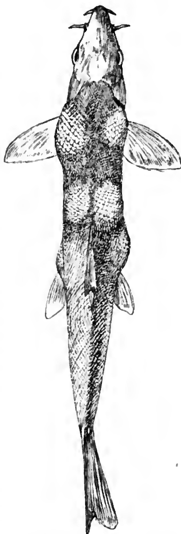


Fig. F. Barbe mit 6 Beulen. Natürliche Größe, gez. von Trümper.

Über die Entwicklung der Tumoren.

Benlenkranke Barben, im eigentlichen Sinne, kommen übereinstimmenden Angaben zufolge während des Winters und des Frühjahrs nicht vor. Sie finden sich ausschließlich während der

wärmeren Jahreszeit etwa von Anfang April bis Ende September und Mitte Oktober.

Es hängt das mit der Entwicklung des Parasiten zusammen der äußerlich wahrnehmbare Symptome im allgemeinen erst in der zweiten Phase seiner Entwicklung: der propagativen Tätigkeit hervorruft. Meine Beobachtungen setzen zu spät ein, als daß ich die erste Phase hätte verfolgen können. Dieselbe dürfte sich in folgender Weise vollziehen:

Der aus der Spore im Darm ausschlüpfende Keim gelangt nach seinem Prädilektionsorte, dem Muskel und setzt sich hier, sei es wie *Myxobolus musculi* in der Muskelzelle, sei es im Bindegewebe oder Perimysium fest. Er unterliegt direkt oder nach Produktion einer Anzahl von vegetativen Kernen der Teilung (Zerschnürungsteilung) oder es erfolgt eine multiplikative Vermehrung, wie sie Cohn bei *Myxidium lieberkühni* beschrieben hat. In demselben Maße wie die Menge der fortgesetzt sich vermehrenden und heranwachsenden Myxosporidien zunimmt, wird das umgebende Gewebe eingeschmolzen. Der Parasit nimmt den erkämpften Raum ein, während Blutgefäße und zellreiches Bindegewebe in seiner direkten Umgebung wuchern.

Solange er in Vermehrung begriffen ist, bedingt er in erster Linie eine Einschmelzung des umgebenden Gewebes.[1]

Bei Beginn meiner Untersuchungen fand ich mit Ausnahmen (hauptsächlich kleine einjährige Barben) infizierte Tiere, die äußerlich keine Symptome zeigten. Sie waren daran kenntlich, daß man beim Befühlen der Muskulatur ein oder mehrere circumscripte Bezirke abtastete, die nicht die hohe Elastizität des Muskels erkennen ließen.

Die Folgezeit ist charakterisiert durch die Bildung der Beulen. Dieselben treten in Erscheinung, nachdem der Parasit schon eine lange Entwicklung im Körper durchgemacht hat. Die Krankheit ist also äußerlich erst relativ spät diagnostizierbar. (Bei Barben, die die Parasitenherde im Peritoneum tragen, kann man natürlich äußerlich nichts von der Krankheit erkennen.)

Die Beulen entstehen dadurch, daß die Parasiten ohne eine numerische Zunahme unter Einschmelzung der umgebenden Muskelsubstanz zu erfahren unter fortgesetzter Vermehrung ihrer Propa-

[1]) Eine Tumorbildung dürfte auch in der vegetativen Periode des Parasiten zustande kommen. Es ist hier der Sitz der Schmarotzer von Bedeutung: oberflächliche Lage der Herde in der Muskulatur, Ansiedlung des *Myxobolus* im Peritoneum. Man muß nur die Vergrößerung der Parasitenherde durch Teilung und durch Anschwellen der einzelnen sich nicht mehr vermehrenden Schmarotzer trennen.

gationszellen und der aus ihnen hervorgehenden Sporen anfschwellen. Bei dieser fortgesetzten Volumenvergrößernng aller den Herd bildenden Tiere gibt die Stelle des geringsten Widerstandes (äußere Hant, Innenfläche der Körperhöhlen usw.) nach und es kommt zur Vorwölbung derselben. Eine Neubildung des den Parasiten umhüllenden Bindegewebes und der in ihm dahinziehenden Gefäße findet entsprechend der Volumenzunahme des Myxosporids statt.

Die Beule ist im wesentlichen also das Resultat der propagativen Vermehrung des Parasiten.

Dieselbe erreicht ihren Höhepunkt in den Monaten Mai bis Mitte August, ist aber selbst zn Mitte Oktober noch nicht völlig beendet. Hand in Hand hiermit geht die Bildung der Dauerformen, die schließlich das ganz Myxosporid ausfüllen, so daß zuletzt nur noch die veränderte Ectoplasma-Schicht als Cystenhülle übrig bleibt.

In der zweiten Lebensphase ruft der Parasit neben der Neubildnng des ihn direkt umhüllenden zelligen Gewebes nnd der in diesem vorhandenen zu seiner Ernährung nötigen Gefäße unter Umständen auch eine reaktive Bindegewebswucherung in der Umgebnng des Herdes hervor, die, falls der Fisch nicht zngrunde geht oder der aufbrechende Tnmor seinen Inhalt dem Wasser überantwortet, zu einer völligen Abkapselung führt.

Schicksal der Tnmoren.

Bei einer Anzahl benlenkranker Tiere brechen die Parasitenherde unter dem im folgenden angegebenen Verhältnissen auf. Man findet derartige Tiere zu allen Zeiten zwischen den Monaten Mai und September, am häufesten in der heißesten Zeit im Juli nnd Angust nur vereinzelt im April bis gegen Ende Mai.

Die meisten Barben gehen jedoch mit geschlossenen Beulen zugrunde.

Durch den aufschwellenden oberflächlich gelegenen Herd wird die Haut stark gedehnt, die dicht anliegenden Schnppen weichen anseinander, in ihren Zwischenräumen scheint die Hautmuskulatur rötlich durch. Einzelne Schuppen können ausfallen. Die Haut wird dünn und reißt leicht ein. Der Tumor kann fast in ganzer Ausdehnnng spontan, meist aber bei heftigen Bewegungen des aufgeschenchten Fisches aufplatzen. Dem starken Turgor folgend quellen die Parasitenmassen, ohne daß ausgesprochene Blutungen auftreten hervor und werden vom Wasser weggespült. Bei Bewegungen des Fisches werden immer nene Massen hervorgepreßt.

Bacterien stellen sich ein und bringen die Parasiten sowie die Ränder der Wunde in Zersetzung. Es kann, wenn der Fisch am Leben bleibt der Tumorinhalt rein herausgewaschen werden. Mehr oder weniger ausgedehnte Entzündungen des umgebenden Gewebes treten infolge der Wirksamkeit der Bakterien auf. Die dem Herde zugekehrte Fläche verfällt in oberflächliche Nekrose. Die Stelle des Substanzverlustes wird vom Bindegewebe ausgefüllt, die Haut und die Schuppen regenerieren. Leichte Einsenkungen an der Körperoberfläche unregelmäßig angeordnete, verschieden große zum Teil mißbildete Schuppen deuten in den folgenden Jahren auf den abgelaufenen Krankheitsprozeß hin.

Bei oberflächlich gelegenen kleineren oder tiefer in der Muskulatur befindlichen Herden bildet sich mehrfach auf der Höhe des Tumors ein anfangs kleines, sich in die Tiefe erstreckendes Geschwür mit blutig infiltrierter Umgebung. Zu Anfang wird aus den oberflächlichen Gefäßen des Parasiten fast reines Blut entleert, das ein Coagulum bildet, zwischen dem hauptsächlich bei den Bewegungen des Wirtstiers eine blutig seröse mit Gewebstrümmern, Parasitenresten, Sporen, Leucocyten durchsetzte Flüssigkeit austritt. Das Geschwür vergrößert sich unter der Tätigkeit sich einfindender Bacterien und der Tumorinhalt gerät in Zersetzung. Die Ränder der Wunde werden necrotisch.

Auf diese Weise kommt es zu mitunter ausgedehnten kraterförmigen, tiefgreifenden Geschwüren, bei deren Anwesenheit die Tiere absterben.

Öfters kann man bei beulenkranken Barben auch eine durch ein specifisches Bacterium hervorgerufene Infektion beobachten.

Secundärinfektion.

Bei Tieren mit geschlossenen Tumoren oder offenen Geschwüren gewahrt man öfters auf der Höhe der Geschwulst, hauptsächlich während der Monate Juli und August eine Streubung der Schuppen, die auch auf benachbarte Partien übergreifen kann und mitunter größere Bezirke (eine Seite, das Körperende usw.) erfaßt. Die Haut ist streckenweise blutig infiltriert. Die Schuppentaschen sind mit einer klaren auf Druck mitunter im Strahle hervorspritzenden Flüssigkeit erfüllt.

Es stellt das eine besondere, unter dem Namen Schuppenstreubung durch Hofer bekannt gewordene, bisher nur bei Döbeln, Haseln, Nerflingen, Plötzen, Braxen und Karpfen be-

obachtete Krankheit dar, die an sich nichts mit der Beulenkrankheit zu tun hat. Sie wird verursacht durch ein Bacterium, das sich mit Vorliebe in den Parasitenherden ansiedelt. Dieselben scheinen ein prädisponierendes Moment für eine bacterielle Secundärinfektion zu bilden. Die Bacterien vermehren sich stark und bringen den Tumorinhalt in Zerfall. Währenddessen siedeln sich auch zahlreiche andere Bacterienspecies, sowie Coccen in großer Menge an. Derartige Beulen weisen schließlich eine ausgiebige Fluktuation auf.[1]) Beim Öffnen fließt eine eitrige, durch Blut bzw. Blutfarbstoff rötlich gefärbte Flüssigkeit aus, in der unzählige Sporen, Gewebsfetzen und größere Partikel schwimmen.

Ich habe mehrfach Kulturen der in den rings geschlossenen, ganz im Anfang der Zersetzung stehenden Beulen befindlichen Bacterien auf Agar und Bouillongelatine (wird verflüssigt) angelegt und ein bestimmtes Bacterium in der Reinkultur erhalten, das in seinen morphologischen Eigenschaften den in den Beulen vorkommenden Bacterium entsprach. Es hat eine Länge von $1—1^1/_4$ μ. Durch Impfungen mit der Reinkultur konnte ich wiederholt bei gesunden Fischen, den unter dem Namen Schuppenstreubung bekannten Symptomenkomplex hervorrufen (vgl. Hofer).

Bei stärker ausgesprochener Schuppenstreubung verlieren die kranken Fische, wie Hofer schon angibt, an Bewegungsfähigkeit, sie werden gleichsam steif. Bei längerem Bestehen der Erkrankung, die dann nur leichtere Formen annimmt und sich auf die auf den Beulen befindlichen Schuppen und deren Umgebung beschränkt, können sich auch Schuppendefekte einstellen. Ich habe die Schuppenstreubung nur bei beulenkranken Barben beobachten können.

Die in Zersetzung geratenen Beulen neigen, zumal bei oberflächlicher Lage des Herdes, zum Aufbruch. Der gesamte Inhalt ergießt sich nach außen, man findet tiefe Löcher mit teilweise überhängenden Rändern in der Muskulatur. Die Mehrzahl der Tiere stirbt vorher ab.

Tumoren, die auf die angegebene Weise in Zersetzung geraten sind, können auch seitens des Wirttiers abgekapselt werden. Es scheint nur unter diesen Umständen zu einer stärkeren binde-

[1]) Ich kann die Befunde Thélohan's, der in den geschlossenen Beulen ein 7—8 μ langes Bacterium und einen Coccus fand, nur für diese Fälle bestätigen. Eingehende Versuche über die Bacterienflora der Beulen lagen nicht im Rahmen meiner Arbeit. Ich habe mehrfach Tumoren, bei denen ich mikroskopisch Bacterien nicht finden konnte, auf die Anwesenheit einer Secundärinfektion geprüft. Verschiedentlich wuchsen auf Agar und Bouillongelatine keine Bacterien.

gewebigen Abgrenzung des Herdes zu kommen. Verschiedenfach fand ich Barben, die in der Tiefe ihrer Muskulatur, äußerlich nicht sichtbar, derartige durch Bindegewebe abgekapselte Herde besaßen. Aus ihrer Hülle lassen sie sich rein herausschälen. Sie bestehen aus einer wachsartig knetbaren oder auch mehr spröden bräunlichen Masse, in der leere Sporen und Sporenschalen neben mehr oder weniger intakten Cysten, deren Sporen ihres protoplasmatischen Inhaltes beraubt sind, zu enormen Mengen liegen.

Welche Bedeutung ist den Bacterien beizumessen?

Ich möchte das kleine 1—1¹/₄ μ lange Bacterium für pathogen halten, da es eine besondere Krankheit hervorrufen kann. Inwieweit es mit dem Krebspestbacillus, der nach Marianne Plehn die Schuppenstreubungen hervorrufen soll, identisch ist, habe ich nicht versucht festzustellen.

Ob die zahlreichen anderen Bacterienspecies pathogen sind, kann ich nicht sagen. Jedenfalls helfen sie bei der Zersetzung des Tumors. Es scheint mir während der heißen Zeit, Mitte Juli bis September, kaum ein Parasitenherd von Secundärinfektionen verschont zu bleiben.

Der schwere Charakter der Seuche ist wohl kaum auf die Secundärinfektion zurückzuführen. Die Tiere gehen an der Myxosporidieninfektion allein schon zu Grunde. (Frühes Absterben der kleinen Barben, bei denen eine Secundärinfektion fehlt, oder nur unbedeutend ist.)

Ectoplasma — Entoplasma.

Über die Form der den Parasitenherd zusammensetzenden Körper orientiert am besten die beigefügte Zeichnung (Fig. 5 Taf. XV). Ihre Gestalt ist durch die gegenseitige Lagerung zueinander und zu dem umgebenden Gewebe zum Teil bestimmt. Sie haben eine rundliche, ovale oder schlauchartige Form; auch vielfach verzweigte und gelappte Parasitenleiber findet man. Sie können eine Größe von über 1 ¹/₂ mm erreichen. Der Querschnitt des Tumors zeigt bei den einzelnen Parasiten Bilder aus allen Schichthöhen.

Das Myxosporid läßt gewöhnlich eine Sonderung in zwei Schichten erkennen: Ectoplasma und Entoplasma. Eine besondere Ectoplasmaschicht kann fehlen. Das Entoplasma, das in seiner oberflächlichen Zone eine dichtere Strukturierung annimmt, wird gegen die Umgebung durch eine Verdichtung der oberflächlichen Plasmawaben abgeschlossen. In anderen Fällen trifft man bereits ein sehr dünnes Ectoplasmahäutchen (Fig. 2 Taf. XV zeigt den Übergang hierzu).

Das Ectoplasma kann kontinuierlich in das Entoplasma übergehen oder es ist gegen dasselbe durch eine Verdichtung seiner centralwärts gelegenen Waben abgeschlossen. Es imponiert, wie THÉLOHAN angibt, entweder als hyaliner eventuell schwach granulierter Saum, oder man kann eine radiäre Streifung nachweisen (Fig. 2). Dieselbe rührt von parallelen, nahe beieinanderliegenden Fädchen her, die von einer Verdickung senkrecht aufeinanderstehender Kanten zusammenstoßender Wabenwände gebildet werden (vgl. Fig. 74, 75 THÉLOHAN). Auf Flachschnitten erscheinen diese Fädchen in Form von feinen Punkten. Seitlich stoßen senkrecht zu ihnen stehende Wabenwände an sie an und bedingen dadurch leichte knotenförmige Verdickungen. An einzelnen Stellen sind diese fädigen Züge dicht aneinandergelagert und machen dann den Eindruck grober Stränge. Die oberflächlichen Wabenwände des Ectoplasmas sind verdickt und bilden so einen dünnen krustenartigen Abschluß gegen das umgebende Gewebe. Die Oberfläche ist häufig nicht glatt, sondern in verschiedenem Grade gewellt.

Das Ectoplasma stellt eine, während der ganzen propagativen (auch vegetativen?) Periode vorhandene, nahezu unveränderliche Schicht dar. Es läßt sich vergleichen mit dem Ectoplasma von *Sphaeromyxa* (vgl. Fig. 62, 63, 64 THÉLOHAN), auch entspricht es wohl der Ectoplasmazone von *Myxidium lieberkühni*. Dieselbe ist jedoch, wie COHN angibt und ich bestätigen kann, keine unveränderliche Differenzierung des Parasiten, sondern kann bei den mannigfachen Lebensprozessen verschwinden. (Verhalten wie bei den parasitären Amöben.) Seine Differenzierung steht vorzugsweise in Beziehung zu den Bewegungserscheinungen des Myxidiums. Ob selbsttätige Bewegungen des *Myxobolus pfeifferi* vorliegen, lasse ich dahingestellt.

Das Entoplasma zeigt in konservierten Präparaten einen etwas grobwabigen Bau, wie er in Fig. 1 Taf. XV wiedergegeben ist. Ganz ähnliche Bilder gewinnt man auch bei der Untersuchung des lebenden Objektes. Es gelingt, aus leicht ersichtlichen Gründen nicht, den unverletzten Parasiten zu kontrollieren, man vermag nur, das vorquellende Entoplasma zu beobachten, das beim Verletzen des Tieres Veränderungen erleiden mag. Man findet zwischen weiteren Maschen engere eingeschaltet, die Ecken und Kanten, mit denen sie zusammenstoßen, sind verdickt. Die an das Ectoplasma angrenzende Schicht zeigt einen dichteren Bau und erscheint demgemäß auf Hämatoxylinpräparaten etwas dunkler. Diese Schicht ist an einzelnen Stellen innerhalb kurzer Strecken in verschiedener Mächtigkeit entwickelt und kann an einigen Bezirken fehlen. Der Übergang zum mehr

central gelegenen, gröber strukturierten, helleren Entoplasma, ist ein allmählicher. Das Entoplasma zeigt eine gewisse Avidität zu Kernfarbstoffen (Hämatoxylinen), eine Erscheinung, die auch für das Entoplasma von *Myxobolus cordis*, *musculi*, *squamae* und von *Myxidium lieberkühni* auf allen Stadien seiner Entwicklung gilt. Das Auftreten von Chromidien habe ich nicht beobachten können.

Im Entoplasma finden sich somatische Kerne, Entwicklungsstadien der propagativen Generation, fettartige Granula, mehrfach einzelne Leucocyten, zuweilen rote Blutkörperchen.

Die verschiedenen Stadien der propagativen Generation sind oben bereits geschildert worden. Man findet innerhalb eines Parasiten sämtliche Entwicklungsformen derselben. Sie sind in konservierten Präparaten meist umgeben von einem schmalen hellen Hof, der auf eine Schrumpfung durch das Konservierungsmittel zurückzuführen ist. Die Plasmawaben stoßen im lebensfrischen Präparat unmittelbar an sie heran. Die fettartigen, verschieden großen Granula zeigen denselben Charakter wie die der Spore. Sie sind in wechselnder Menge vorhanden und weisen verschiedene Größe auf. Man findet sie an allen Stellen des Entoplasmas. In einzelnen öfters peripheren Bezirken können sie sich etwas anhäufen.

Die Leucocyten sind meist nur spärlich vorhanden. Es handelt sich um mono- und polynucleäre Formen. Sie liegen mehr in der peripheren Entoplasmazone, haben eine runde Gestalt und gehen anscheinend allmählich zugrunde. Man findet verschiedene Stadien des Abbaues. Sie scheinen aktiv einzuwandern, wenigstens habe ich mehrfach darauf hindeutende Bilder gesehen. Rote Blutkörperchen sind, wenn überhaupt, so gewöhnlich in größerer Menge vorhanden. Man findet sie auf dem Querschnitt innerhalb des anscheinend intakten Parasiten. Es scheinen mir die ersten Stadien der Parasitenzerstörung vorzuliegen. Die Lage der wechselnd großen somatischen Kerne (vgl. unten) und der einzelnen Entwicklungsstadien der propagativen Generation zueinander erhellt aus den beigefügten Zeichnungen. Sie können an allen Stellen des Entoplasmas liegen, doch tritt im Laufe der Entwicklung die Neigung einer centralen Anordnung der Sporen und ihrer fortgeschrittenen Bildungsstadien hervor, während die jungen Sporocysten und die Vermehrungsformen der Propagationszellen sowie zahlreiche somatische Kerne sich mehr peripher anordnen, ohne jedoch central zu fehlen. Diese unvollkommene Scheidung wird späterhin immer markanter. Zugleich wird das Entoplasma infolge der numerischen und substanziellen Zunahme der propagativen Entwicklungsstadien zurückgedrängt und

anscheinend zum Teil auch zur Einschmelzung gebracht, so daß schließlich nur ein die Sporen einhüllendes Gerüstwerk übrig bleibt, indem kleinere und größere Entoplasmainseln bestehen bleiben. Gegen Ende der Sporenbildung schrumpft dasselbe zusammen. Das Ectoplasma, das bis zuletzt annähernd seinen ursprünglichen Charakter bewahrt, erhält eine gröbere Strukturierung. Vielfach legen sich die radiär gestellten Fädchen desselben bündelartig eng aneinander. Schließlich schrumpft es gleichfalls, um dann als gerinnselige Haut den Abschluß des Parasiten zu bilden. Öfters wird es auch eventuell zusammen mit der oberflächlichen Entoplasmaschicht homogenisiert, man erhält auf Präparaten eine fast hyaline Schicht. An ausgeheilten Parasitenherden kann man sich hiervon überzeugen. Übergänge jeder Art liegen vor. Eine Anzahl von Propagationszellen und junger Sporocysten geht zugrunde. Im Laufe der Zeit schwindet der degenerierte Rest des Entoplasmas in der Umgebung der Sporen; zwischen den zahlreichen Dauerformen bleiben nur spärliche Mengen zurück.

Somatische Kerne.

Das Myxosporid besitzt während der propagativen Tätigkeit zahlreiche somatische Kerne. Auf Querschnitten der Parasiten erhält man Bilder, auf denen die Stadien der propagativen Generation geradezu in Kernlager eingebettet sind. Flachschnitte geben zum Studium der Details die besten Bilder. Kernteilung habe ich in keinem Fall beobachten können. Die Veränderungen, die man am Entoplasma nachweisen kann, gehen Hand in Hand mit denen der Kerne.

Diese haben während der Zeit, da das Plasma noch weich und flüssigkeitsreich ist, also im Anfang der propagativen Periode, eine Größe von 2—10 μ sowie eine runde bis ovale Gestalt, ihr Charakter gleicht im wesentlichen denen der propagativen Zellkerne; nur sind sie im allgemeinen etwas chromatinärmer. Das gilt namentlich für die etwas größeren Exemplare. Bei den Kernen jeder Größe, namentlich bei den umfangreichen, färbt sich das Caryosom vielfach nur schwach mit Kernfarbstoffen. Es erscheint mit Eisenhämatoxylin in den verschiedenen Nüancen des Bleifedertons. Es ist reicher an Plastin als an Chromatin. Zuweilen kann man in seinem Innern noch einen dunkleren Binnenkörper unterscheiden.

Unter einer Anzahl der kleineren bis ca. $3^1/_2$ μ großen Kerne läßt sich chromatische und achromatische Kernzone noch gut unter-

scheiden. Mehrfach kann man die Bildung des Secundärcaryosoms nachweisen. Ich halte diese Kerne in erster Linie für die noch funktionell tätigen Zentren.

Mehrere kleine Kerne sind ziemlich chromatinarm. Die färbbare Substanz imprägniert in der Hauptsache, abgesehen vom Caryosom, die Membran. Der Kerninhalt erscheint heller als das umgebende Plasma.

Das Wachstum der Kerne über $3^1/_2$ μ hinaus erfolgt im wesentlichen durch eine Anreicherung des Kernsaftes, sie werden gebläht. Gleichzeitig erhält das Kerngerüst auch ein lockereres Gefüge. Der Gegensatz zwischen chromatischer und achromatischer Kernzone kann schwinden. Das Kerngerüst kann auf wenige fädige Strukturen reduziert werden. Solche Kerne hat Bütschli gesehen und abgebildet Man kann diese Nuclei als hyperplastische Kerne ansehen. Ihr Caryosom entspricht im Umfange entweder annähernd der Kerngröße oder es ist gleichfalls hyperplastisch, im letzteren Falle ist es sehr schwach färbbar. Es finden sich zu solchen Exemplaren Übergänge aller Art.

Unter sämtlichen Kernen findet man an allen Stellen des Parasiten die Neigung sich zu kleineren und größeren, lockeren oder dichteren Agglutinationshaufen zusammenzulegen. Zahlreiche Kerne bleiben auch isoliert liegen.

Fortgesetzt findet in dem weichen flüssigkeitsreichen Plasma ein Untergang einzelner Kerne jeder Größe statt. Die Membran wird im ganzen Umfang oder erst an einer Stelle, gewöhnlich an dem Platze, dem das Caryosom genähert liegt, gelöst. Es tritt eine Mischung zwischen Kernsaft und Plasma ein. Der Kern verschwindet spurlos. Das sehr schwach färbbare, häufig geblähte Caryosom erhält sich am längsten, um unter fortschreitender Aufhellung gleichfalls sich der Beobachtnng zu entziehen. Eine anschließende Chromidien- oder Pigmentbildung konnte ich nicht beobachten. Zuweilen erhält man Bilder durch die der Eindruck einer Ausstoßung des Caryosoms erweckt wird. Bei einer Kontrolle vieler in Betracht kommender Stadien kann man sich überzeugen, daß es sich um den Beginn einer Kernauflösung handelt. Auch eine Verschmelzung der Kerne kann vorkommen und zwar derjenigen, deren Größe 3 μ übersteigt. Ich habe den Vorgang im lebensfrischen Präparat gesehen. Auf Schnitten findet man vielfach Stadien, in denen zwei Kerne gleicher Größe dicht aneinander liegen und sich gegenseitig abflachen. Zuweilen kann man den Verschmelzungsprozeß nachweisen. Eine anscheinende Vereinigung der Caryosome konnte ich nicht verfolgen.

In späteren Entwicklungsstadien, zu einem Zeitpunkt, zu dem im Parasiten schon zahlreiche Sporen vorhanden sind und das Plasma schon auf ein, die Spore umhüllendes, flüssigkeitsarmes Gerüstwerk reduziert ist, findet man fast nur noch Kerne von 2—5 μ Größe. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß ein Gegensatz zwischen chromatischer und achromatischer Kernzone fehlt. Das Chromatin imprägniert fast nur die Kernmembran und das Caryosom. Ein geringer Teil der Kerne liegt vereinzelt im Plasma, die größere Menge hat sich in den Plasmainseln zu kleineren und größeren Agglutinationshaufen zusammen getan, in denen sie dicht gedrängt liegen und sich eventuell gegenseitig abflachen.

Im Laufe der Zeit werden diese Kerne undeutlicher, sie werden in den Degenerationsprozeß des Entoplasmas mit einbezogen und lassen sich schließlich in dem gerinnseligen Rest des Plasmas nicht mehr differenzieren.

Während des Einschmelzungsprozesses, also von Beginn der Propagationszellbildung an, tritt eine Umwandlung einer Anzahl der vorhandenen somatischen Kerne ein. Es werden kleine chromatinarme und große chromatinarme unter ihnen hyperplastische Kerne gebildet. Dieselben können sich zu lockeren und dichteren Agglutinationshaufen zusammenlegen, einzelne Kerne können verschmelzen, zahlreiche Kerne gehen zugrunde.

Man kann den Vorgang dahin erklären, daß durch die unter Zunahme der Entwicklungsstadien der propagativen Generation erfolgte Abnahme der Entoplasmamenge ein Überfluß von Kernen entsteht, die Kernplasmarelation eine Störung erfährt, die zur Elimination der überflüssigen Kerne führt.

Auf dem Höhepunkt der propagativen Tätigkeit und gegen Ende derselben tritt eine Umwandlung des Entoplasmas ein. Dasselbe degeneriert, indem es einen fädigen gerinseligen Charakter erhält. Die restierenden Kerne agglutinieren zu dichten Haufen. Kernagglutinationen wurden unter Hungereinfluß bei *Trichosphaerium sieboldi* von SCHAUDINN, bei *Pelomyxa* unter den gleichen Bedingungen von STOLC beschrieben. SCHAUDINN stellte bei *Trichosphaerium* fest, daß der Prozeß der Kernagglutination einhergeht mit eingreifenden Veränderungen im Plasma (grobe Vacualisation). In den Zustands-

änderungen desselben möchte ich die die Agglutinationen veranlassenden Momente erblicken.[1])

Über Kernhyperplasien berichtete Hertwig bei *Actinosphaerium* nach übermäßiger Fütterung, Prandtl bei degenerierenden *Amoeba proteus.*

Granulationsgewebe.

Jeder einzelne Parasit ist umgeben von einer einschichtigen oder mehrschichtigen Lage ziemlich plasmareicher Zellen mit großem oblongen Kern. Außerdem findet man zwischen den Parasitenkörpern ein lockeres Gewebe anastomosierender Zellen, die von Lymphflüssigkeit umspült sind und an einzelnen Stellen in wechselnder Menge Leucocyten einschließen. Die Zellen können sich zu dichteren Haufen zusammenlegen; Blutgefäße verschiedener Durchmesser sind in ziemlicher Menge vorhanden. Die Umgebung des



Fig. G.

Textfig. G. Granulationsgewebe zwischen den Parasiten.

Parasitenherdes zeigt entweder keine Veränderungen, d. h. die intakte Muskulaturschicht liegt den peripheren Parasiten an oder man findet eine kleinzellige Infiltration und Auflockerung des Muskels durch Wucherung des Perimysiums, um so ausgesprochener, wenn eine Sekundärinfektion durch Bacterien vorliegt. In letzterem Falle ent-

[1]) Die Spiralhülle der Spermien von *Mus musculus* ist nach Benda durch eine Agglutination mit nachfolgender Vereinigung der Mitochondrien bedingt. Ihrer Bildung gehen eingreifende Veränderungen am Plasma voraus.

steht im Laufe der Zeit um den Herd eine dicke konzentrisch geschichtete Bindegewebshülle, deren Bildung bis auf Spuren beim Fehlen einer Sekundärinfektion unterbleiben kann. In den meisten Fällen trifft man zwischen den oberflächlich im Herde gelegenen Parasiten einzelne oder kleinere Bündel intakter Muskelfasern. Der Parasit schiebt sich bei seiner Vermehrung zwischen dieselben ein. In welcher Weise die Muskelzellen während der vegetativen Periode zur Einschmelzung gebracht werden, kann ich nicht angeben.

Im Laufe der Zeit nimmt das zwischen den Parasiten gelegene zellige Gewebe eine dichtere Strukturierung an, indem sich die Zellen enger aneinander legen.

Anfangs, im April und Mai zeigen die Herde eine fast völlig glatte Schnittfläche und ein gelblich-weißes Aussehen. Sie prominieren ein wenig über das umgebende Gewebe. Punktförmige Blutungen lassen sich erkennen. Infolge der Weichheit der Parasiten kann man Details nicht sehen.

In der Folgezeit wird die Schnittfläche weniger glatt; es lassen sich undeutlich den Herd zusammensetzende Körper erkennen, eine Erscheinung die immer klarer hervortritt und auf die unter dem Einflusse der fortdauernden Sporenbildung zunehmende Konsistenz der einzelnen Schmarotzer zurückzuführen ist. Gleichzeitig erhält der Herd eine Orangefarbe. Es lassen sich größere und kleinere dunkelrote Stellen erkennen.

Es rührt das daher, daß aus den strotzend gefüllten Blutgefäßen, deren Menge und Durchmesser im allgemeinen gegen früher zugenommen hat (Folge des gesteigerten Verbrauchs an Nahrungsstoffen seitens der einzelnen Parasiten) rote Blutkörperchen in das umgebende Gewebe austreten und dasselbe infiltrieren. Die Ursache dieser Vorgänge vermag ich nicht völlig klarzulegen. Es mag wohl sein, daß durch die an Volumen zunehmenden Parasitenkörper ein Druck auf die Gefäße, dadurch eine Stauung, eventuell auch eine Ruptur derselben veranlaßt wird.

In größeren Blutextravasaten können sich die roten Blutkörperchen zu amorphen Massen umwandeln. In anderen Fällen (Übergänge aller Art sind vorhanden) geht im Anschluß an die Extravasierung eine Zerstörung der Parasitenkörper von statten. Das zellige, etwas wuchernde Gewebe wird mit roten Blutkörperchen, Leucocyten, Sporen und deren Bildungsstadien infiltriert (diffuse Infiltration [1])) (vgl. Fig. 76 Thélohan). Meist bilden sich im An-

[1]) Eine solche diffuse Infiltration scheint vorwiegend bei drehkranken Regenbogenforellen vorzuliegen, wenigstens lassen sich die Bilder, die Marianne

schluß hieran unter Zunahme der Blut- und Lymphflüssigkeit kleinere und größere Flüssigkeitsansammlungen in der Tiefe des Herdes. Gerade in solchen Tumoren siedeln sich Bacterien mit Vorliebe an.

Pathologisch-anatomisch kann man den Tumor als Granulom auffassen (vgl. M. Plehn).

Degenerative Veränderungen im Muskel.

Thélohan hat bei *Myxobolus pfeifferi* und *Myxobolus musculi*, (letztere Art hat er nicht von *Myxobolus pfeifferi* getrennt) eine „altération vitreuse de la substance musculaire" wie bei *Glugea destruens* und gelbe Körperchen als Umwandlungsprodukte der Muskelfaser gefunden (Figur 65, 66, 67). Ich habe beide Erscheinungen bei den Barben beobachten können. Gelbe Körper sah ich einigemal in einzelnen Muskelfasern des Herzens, die dicht dem *Myxobolus cordis* anlagen. Ebenso vereinzelt in unmittelbarer Nähe des *Myxobolus musculi*. Mehrfach bei Muskelfasern, die von den Körpern des *Myxobolus pfeifferi* eingeschlossen waren oder in ihrer unmittelbaren Nähe sich befanden. Im letzteren Falle kann man die aufeinander folgenden Stadien der Degeneration beobachten. Die Querstreifung schwindet innerhalb eines kleineren oder größeren Zellbezirkes, die betreffende Stelle nimmt einen hyalinen Charakter an, später zerfällt sie und wandelt sich in gelbe Körper um. Dieselben zeigen die von Thélohan in Figur 66 und 67 wiedergegebene Gestalt, erscheinen homogen oder zeigen einen Zerfall in kleinere Brocken und Granula. Das Perimysium bzw. das zellige Gewebe des Parasitenherdes wuchert zwischen sie hinein und trennt sie voneinander. Eine Beseitigung durch Leucocyten, über die Thélohan berichtet, kann ich nicht nachweisen.

In welcher Beziehung stehen diese Degenerationserscheinungen zu der Infektion mit den Myxosporidien-Species?

Die in der Nachbarschaft des *Myxobolus musculi* liegenden gelben Körper mögen immerhin ihre Entstehung einer Vernichtung der Muskelzelle durch Parasiten verdanken. In der Regel werden aber die Muskelzellen zerstört, ohne daß eine hyaline Degeneration mit nachfolgender Entstehung gelber Körper sich einstellt. Die

---

Plehn gibt (sie sind leider bei viel zu schwachen Vergrößerungen gezeichnet) Fig. 1, 2, 5, 6 in diesem Sinne deuten. Die in Textfig. 5 wiedergegebenen „Amöboidstadien" könnten auch Stadien der propagativen Entwicklung sein. Es fragt sich, ob sich die in diffuser Infiltration befindlichen Entwicklungsstadien der propagativen Generation weiter entwickeln.

Degenerationen in der Umgebnng von *Myxobolus cordis* und *Myxobolus pfeifferi* sind nicht durch ein Invasion der Zelle seitens des Myxosporids bedingt. Es handelt sich um Veränderungen, bei denen die Parasiten kaum eine Rolle spielen.[1])

Zeitpunkt der Infektion mit *Myxobolus pfeifferi.*

Zn welcher Zeit findet nnn die Infektion mit *Myxobolus pfeifferi* statt? Die Tatsache daß *Myxobolus pfeifferi* in den zn gleichen Zeitpunkten gefangenen beulenkranken Barben stets annähernd den gleichen Entwicklnngsgrad zeigt, deutet daranf hin daß die Infektion nicht zu beliebiger Zeit während des ganzen Jahres, sondern nur innerhalb eines bestimmten Zeitabschnittes erfolgt. Andernfalls müßte man eine nngleich rasche Entwicklung der Parasiten annehmen. Hierzu liegt meines Erachtens kein Grund vor. Die Prodnktion infektiösen Materiales findet nun, wie die Untersuchungen zeigen, etwa von Anfang April an statt. Ende September sind die meisten kranken Tiere bis auf spärliche Reste verschwunden. Es kann daher fast ausschließlich in der Zeit vom April bis September Sporenmaterial ins Wasser gelangen. Es liegt die Vermutung nahe, daß während dieser Monate anch die Infektion vonstatten geht. Demzufolge wäre der Umfang einer Epidemie bereits im Vorjahre bestimmt.

Allerdings vermögen sich die Sporen über lange Zeit lebend im Wasser zu erhalten, so daß auch während des Herbstes und Spätherbstes und des Frühjahres (im Winter halten die Barben eine Art Winterschlaf) die Anstecknng erfolgen könnte.

Die Richtigkeit der oben ausgesprochenen Annahmen wird nur durch fortdanernde Beobachtungen während des Winters und des zeitigen Frühjahres bewiesen werden können.

Unterliegt nun der *Myxobolus pfeifferi* stets nach Eindringen in den Körper des Fisches einer großen Zahl von Teilungen, die zur Bildung größerer Parasitenherde und damit zn ausgedehnteren Zerstörungen führen oder kann er nicht ähnlich wie der *Myxobolus musculi* sich verhalten, d. h. sich garnicht oder nur innerhalb geringer Grenzen vermehren und damit für das Wirtstier mehr oder weniger unschädlich sein?

[1]) Im April erhielt ich einen 60 cm langen, sehr stark abgemagerten Barben Gewicht 1015 Gramm, Normalgewicht wäre ca. 2000 Gramm). Die Mnsknlatnr war sehr weich, sehr flüssigkeitsreich nnd dicht dnrchsetzt mit punktförmigen, sowie bis $1^1/_4$ mm langen gelben Körpern. Die Infektion mit *Myxobolus musculi* war sehr schwach, die befallenen Zellen zeigten keine gelben Körper. Es handelte sich nm eine von Myxosporidien nnabhängige Erkrankung des Tieres.

Ich habe den *Myxobolus pfeifferi* stets als größeren mindestens als hirsekorngroßen Parasitenherd angetroffen. Es scheint mir infolgedessen, daß eine starke Vermehrungstendenz in der Entwicklnng desselben begründet liegt, daß er stets im Tierkörper umfassendere Zerstörungen anrichtet, also im Gegensatz zum *Myxobolus musculi* der eine geringe Vermehrungstendenz bekundet von pathogener Bedeutung ist nnd eine nicht pathogene Form fehlt. Auch halte ich es für wahrscheinlich, daß jeder einzelne Parasitenherd ans je einem der in den Körper eingedrnngenen Keime hervorgeht. Dieselben treten erst in die Vermehrung ein, wenn sie am Prädilektionsorte des Myxosporids angelangt sind nnd sich festgesetzt haben, nicht aber anf dem Wege dahin. Wenn auf der Wanderung eine Vermehrung stattfinden sollte, so kann dieselbe jedenfalls keinen großen Umfang haben (geringe Zahl der Parasitenherde).

Literaturverzeichnis.

Awerinzew: Über Myxosporidien ans der Gallenblase der Fische. Zool. Anz. 1907.

Bütschli: Protozoa. Bronn's Klassen nnd Ordnnngen.

— Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1881.

Caullery et Mesnil: Recherches sur les Actinomyxidies. Archiv f. Protistenk. 1905.

Cohn: Über die Myxosporidien von Esox lncius nnd Perca flnviatilis. Zool. Jahrb. Anat. Fol. 9. 1895.

Doflein: Zur Naturgeschichte der Protozoen. Zool. Jahrb. Anat. Fol. 11. 1898.

— Fortschritte anf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. Zool. Centralbl. Jahrg. 6. 1899.

Gurley: The Myxosporidia. 1896.

Hertwig: Physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschrift für Haeckel 1904.

Hofer: Handbnch der Fischkrankheiten. München 1904.

Léger: Les Schizogrégarines des Trachéates. Archiv f. Protistenk. 1907.

— La reproduction sexnée chez les Stylorhynchus. Archiv f. Protistenk. 1904.

Léger et Duboscq: D'évolution nncléaire du schizonte de l'Aggregata Eberthi. Grenoble 1907.

Ludwig: Über die Myxosporidienkrankheit der Barben in der Mosel. Jahresber. des rhein. Fischerei-Vereins. Bonn 1888.

Mégnin: Epidémie snr les barbeaux de la Meurthe. Compt. rend. hebd. Soz. Biol. 1885.

Mercier: Phénomènes de sexnalité chez Myxobolns Pfeifferi. C. R. hebd. d. Biol. 1906.

— Contribntion à l'étnde dn développement des spores chez Myxobolus Pfeifferi. C. R. hebd. d. Biol. 1906.

Moroff: Bemerknngen über den Kern der Aggregata Frenzel. Zool. Anzeiger Vol. 31 1907.

— Untersnchungen über Coccidien: Adelea zonnla nov. spec. Arch. f. Protistenk. 1906.

PFEIFFER: Protozoen als Krankheitserreger. 1890 u. 91.
— Untersuchungen über den Krebs etc. Jena 1893.
PROWAZEK: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. aus dem Kais. Ges.-Amt. 1904.
RAILLIET: La maladie des Barbeaux de la Marne. Bull. Soc. centrale d'Agricult. 1890.
— Maladie des barbeaux causée par des prosospermies. Bull. et Mém. Soc. centrale d. méd. vétér. Paris 1886.
— Traité de Zoologie médicale et agricole. 2. Édition 1895.
SCHAUDINN: Studien über krankheitserregende Protozoen, Cyclospora caryolytica. Arb. aus dem Kais. Gesundheitsamt 1902.
SCHELLACK: Über die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida. Archiv f. Protistenk. 1907.
SCHNITZLER: Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. Archiv f. Protiskenk. Bd. 6 1905.
SCHRÖDER: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa labrazesi (LAVARAN und MESNIL). Archiv f. Protistenk. 1907.
SCHUBERG und SCHRÖDER: Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.
STAZZI, PIETRO: Psorospermosi o mixoboliasi tuberosa de' Barbi. Rivista mensile di Pesca No. 1—3 1906.
STEMPEL: Über Nosema anomalum MONZ. Archiv f. Protistenk. 1904.
THÉLOHAN: Recherches sur les Myxosporidies. Bull. scient. de la France et de la Belgique 1895.
ZSCHOKKE: Die Myxosporidien des Genus Coregonus. Centralbl. f. Bact. Bd. 23 1898.

Tafelerklärung.

Tafel XV.

Fig. 1—8. *Myxobolus pfeifferi* (THÉLOHAN). Gez. in Tischhöhe bei Ölimmersion 2 mm, Ocular 6.

Fig. 1. Übersichtsbild über die Verteilung der Stadien der propagativen Generation und die verschiedenen somatischen Kerne.

Fig. 2. Ectoplasmaschicht in verschieden starker Ausbildung, an einer Stelle fehlend.

Fig. 3. Agglutinationsstadien somatischer Kerne, rechts unten hyperplastischer Kern, Leucocyt im Parasiten, Granulationsgewebe in der Umgebung des Myxosporids.

Fig. 4. Agglutinationsstadium der somatischen Kerne bei weit fortgeschrittener Sporenbildung. Umwandlung des Entoplasmas.

Fig. 5. Übersicht über die Form der den Parasitenherd zusammensetzenden Körper, mäßig starke kleinzellige Infiltration in der Umgebung des Herdes, quergetroffene Muskelfasern zwischen den Parasiten.

Fig. 6. Achromatische und hyperplastische Kerne, Kernauflösung. Kleine normale Kerne.

Fig. 7 u. 8. Hyperplastische Kerne, kleine normale Kerne.

Fig. 9—13. *Myxobolus musculi.*

Fig. 9 u. 10 nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 9. Intermuskulär gelegener Parasitenherd.

Fig. 10. Intramuskulär gelegene Parasiten.

Fig. 11. Parasit in der Muskelfaser.

Fig. 12. Parasit zwischen Muskelfasern.

Fig. 13. Spore von *Myxobolus musculi* nach dem Leben, Behandlung mit Lugol'scher Lösung.

Tafel XVI.

Fig. 14—17. *Myxobolus cordis.*

Fig. 14. Übersichtsbild einer peripheren Stelle von *Myxobolus cordis* bei fortgeschrittener Sporenproduktion, Kernagglutinationen. Veränderung am Entoplasma (gerinnselige Umwandlung, Veränderung am Ectoplasma, Aneinanderlagerung der „Fädchen", Stadien der propagativen Generation).

Fig. 15. Kernagglutinationshaufen bei beendeter Sporenbildung, beginnende Zerstörung der Kerne.

Fig. 16. Spore von *Myxobolus cordis* nach dem Leben. Behandlung mit Lugol'scher Lösung.

Fig. 17. Jugendstadium von *Myxobolus musculi* aus ca. 2 Monate alten Barben. Parasit zwischen zwei Muskelfasern gelegen. Teile von beiden Muskelfasern sind eingeschmolzen worden. Beginnende reaktive Wucherung des Perimysiums in der Umgebung des Myxobolus.

Über die Wirkung des Schilddrüsenextrakts und einiger anderer Organstoffe auf Ciliaten.

Von
Dr. M. Nowikoff (Heidelberg)
Zoolog. Inst. der Universität.

(Hierzu 9 Textfiguren.)

Die große Bedeutung der Schilddrüse wurde schon mehrfach, sowohl für Menschen als auch für höhere Wirbeltiere nachgewiesen. In dem Lehrbuch der Physiologie von Bunge finden wir eine ausführliche Zusammenstellung der diesbezüglichen Literaturangaben.[1]) Die Erkrankung, wie die Exstirpation der Drüse verursachen verschiedenartige Störungen der wichtigsten, körperlichen und geistigen Funktionen und schließlich den Tod des Organismus. Alle schädlichen Folgen einer Schilddrüsenexstirpation bleiben jedoch aus, wenn „ein kleiner Rest der Drüse in der normalen Lage“ zurückbleibt und ebenso, wenn ein Stück derselben „an einen anderen Ort des Körpers transplantiert wird“[2]). Auch die Fütterung mit der Schilddrüse anderer Tiere verleiht den thyreoidektomierten Tieren, wenigstens für gewisse Zeit, einen normalen Zustand. Neben den pathologischen und physiologischen Beweisen soll nach Bunge auch die Verbreitung der Schilddrüse über die ganze Wirbeltierreihe für ihre lebenswichtige Funktion sprechen. Die Drüse findet sich sogar „bei allen Fischen, auch bei den allerniedrigsten, bei Petromyzon, ja in

[1]) G. v. Bunge: Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Bd. II. 2. Aufl. Leipzig 1905 p. 617—639.
[2]) Ebenda p. 628.

einer der embryonalen Anlage der höheren Tiere analogen Form, als Ausstülpnng des Vorderdarms selbst beim Amphioxus nnd bei denjenigen Wirbellosen, welche den Wirbeltieren nächstverwandt sind, den Tunicaten".[1])

Die Art und Weise der Schilddrüsenwirknng bleibt aber bis jetzt noch sehr wenig aufgeklärt. Die Angaben einiger Antoren, daß auch bei normalen Individnen nach Fütterung mit Schilddrüse eine Steigerung des Stoffwechsels, entweder in Form eines erhöhten Eiweißnmsatzes,[2]) oder neben letzterem anch des Fettumsatzes[3]) zn bemerken ist, verleihen der, von Bunge ausgesprochenen Vermutung, nach welcher die Schilddrüse (resp. die von ihr in den Organismus gelangenden Stoffe) eine Art Fermentwirknng ausübt, eine gewisse Wahrscheinlichkeit.

Für die nähere Beurteilung der Drüse könnten vielleicht auch Untersuchungen über eine direkte Wirknng derselben auf einzeln lebende Zellen, d. h. auf einzellige Organismen, von Bedeutnng sein. Im folgenden will ich daher meine Beobachtungen über den Einfluß des Schilddrüsenextraktes, ebenso wie des einiger anderer Organstoffe auf ein Infusorium, *Paramaecium caudatum*, beschreiben. Für die Anregung zu dieser Arbeit, ebenso wie für vielfache Unterstützung während der Ausführung derselben bin ich Herrn Prof. O. Bütschli zu großem Dank verpflichtet.

Für meine Untersuchungen habe ich folgende, von E. Merck, Darmstadt, bezogene Organpräparate verwendet: Glandnla thyreoidea sicc. pnlv. (aus den Schilddrüsen der Schafe), Hypophysis cerebri sicc. pnlv. (ans dem Gehirnanhang von Rindern) nnd Extract. snprarenale haemostaticnm sicc. Kurz vor dem Beginn jedes Experimentes bereitete ich eine Lösnng des Organpräparates in destilliertem Wasser. Das letzterwähnte Präparat löst sich im Wasser ganz gut, die beiden ersteren lösen sich nnr zum Teil. Die Mischung des Präparates mit Wasser wird stark

[1]) G. v. Bunge: Lehrbnch der Physiologie des Menschen. Bd. II. 2. Aufl. Leipzig 1905 p. 627.

[2]) J. A. Andersson und P. Bergman: Über den Einfluß der Schilddrüsenfütterung auf den Stoffwechsel des gesnnden Menschen. Skandinav. Archiv f. Physiologie Bd. 8 1898.

[3]) B. Schöndorff: Über den Einfluß der Schilddrüse auf den Stoffwechsel. Pflüger's Archiv Bd. 67 1897.

A. Magnus-Levy: Gaswechsel und Fettnmsatz bei Myxödem und Schilddrüsenfütterung. Verh. d. 14. Kongresses f. innere Medizin. Wiesbaden 1896.

Derselbe: Untersuchnngen znr Schilddrüsenfrage. Zeitschr. f. klin. Medizin Bd. 33 1897.

geschüttelt nnd zwei bis dreimal durch Papier filtriert. Ich kann nicht behaupten, daß die spezifisch wirksamen Bestandteile der Schilddrüse und des Gehirnanhanges dabei gelöst werden, bin jedoch ganz sicher, daß sie, auch nach der Filtration, im Wasser snspendiert bleiben. Die Flüssigkeit erweist sich nämlich viel energischer wirksam, wenn sie vom Boden eines Reagenzröhrchens mit Hilfe einer Pipette genommen wird, nachdem das Röhrchen ein paar Minnten ruhig gestanden war. Ans den angegebenen Gründen bitte ich meine Ausdrücke „Schiddrüsenlösung“ und „Hypophysislösung“ nicht im strengen Sinne des Wortes aufznfassen. Es soll hier noch bemerkt werden, daß alle drei Flüssigkeiten beim Prüfen mit Lackmuspapier eine neutrale Reaktion zeigten. Die Versuchsparamäcien wurden in reinen Heuinfusionen knltiviert. Meine Untersuchungen habe ich in zwei Richtnngen geführt, erstens in bezug auf Unterschiedsempfindlichkeit der Tiere nnd zweitens in bezug auf ihre Fortpflanznngsfähigkeit in verschiedenen Medien.

Die Wirkung der Unterschiedsempfindlichkeit besteht nach Loeb [1]) darin, daß die Tiere sich in gewissen Medien ansammeln, jedoch nicht infolge eines Chemotropismus, d. h. nicht infolge einer besonderen Einstellung ihres Körpers gegen die Diffussionslinien. Jennings hat nachgewiesen, daß, wenn man einen Tropfen einer sehr schwachen Sänre ($^1/_{100}$—$^1/_{50}$ proz. Lösnng der käuflichen Salz- oder Schwefelsänre oder $^1/_{50}$—$^1/_{25}$ proz. Essigsänre) unter das Deckglas eines mikroskopischen Präparates mit Paramäcien vorsichtig einführt, dieser Tropfen eine Art Falle darstellt, wohin die Tiere zufällig geraten. Aus dem Tropfen können sie aber nnr selten heraustreten, da sie bei der Annäherung an die Grenze zwischen dem angesänerten nnd reinen Wasser gewöhnlich eine sog. „avoiding reaction“ machen, d. h. eine kurze Strecke nach hinten schwimmen, nm nachher eine andere Richtung zu nehmen. Auf diese Weise erfolgt das allmähliche Ansammeln der Tiere im Tropfen.[2])

Ich habe meine Versnche zuerst nach einer Methode angestellt, die zwar nicht ganz genau, dafür aber sehr rasch ausführbar ist, weswegen ich sie hier auch kurz erwähnen will. Auf eine Glasplatte (Objektträger) bringe ich nebeneinander zwei gleichgroße Tropfen,

[1]) J. Loeb: Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906 p. 224—229.

[2]) H. S. Jennings: Behavior of the Lower Organisms. Columbia University Biological Series X. New York 1906 p. 57.

einen der Knlturflüssigkeit mit Paramäcien nnd einen anderen der Wasserlösung des Organstoffes. Pntzt man vorher die Glasplatte nur mit einem trockenen Lappen, so bleibt ihre Oberfläche etwas fettig und die Tropfen zerfließen nnr sehr wenig oder gar nicht; deswegen ist eine Umdrehnng der Glasplatte, wie es Massart[1]) machte, um mit hängenden Tropfen zn experimentieren, nicht immer nötig. Die Tropfen werden nachher dnrch einen dünnen Flüssigkeitsfaden miteinander verbnnden, wie Fig. 1. zeigt. Solche Versuche habe ich mit 1 proz. nnd ½ proz. Lösungen der Schilddrüse und der Hypophysis cerebri, ebenso mit 1 proz. Lösung von getrocknetem und nachher zerriebenem Rindfleisch ausgeführt. Alle

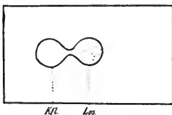


Fig. 1.

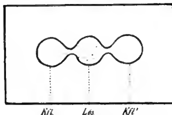


Fig. 2.

Fig. 1 u. 2. Unterschiedsempfindlichkeit der Paramäcien. *Kfl.* = Tropfen der Kulturflüssigkeit; *Lös.* = 1 proz. Lösung der Schilddrüse oder der Hypophysis cerebri; *Kfl*[1] = ein später zugesetzter Tropfen der Kulturflüssigkeit.

diese Flüssigkeiten üben eine anziehende Wirkung auf Paramäcien aus. Die meisten Tiere sammeln sich sofort nach der Vereinigung der Tropfen in demjenigen Teile des Kultnrflüssigkeitstropfens, welcher an den Faden angrenzt, nnd schwimmen hier sehr lebhaft nach verschiedenen Richtnngen umher. Allmählich geraten die Tiere in den Tropfen mit dem Organstoff, wo sie zuerst stark erregt und später normal nmher schwimmen. Ein Austreten der Tiere aus diesem Tropfen wird ebenfalls beobachtet, jedoch viel seltener als der Eintritt in ihn, so daß in kurzer Zeit der Kulturflüssigkeitstropfen fast vollständig frei von Tieren ist (Fig. 1). Bei längerem Aufbewahren des Präparates verteilen sich die Tiere zuletzt gleichmäßig in beiden Tropfen, was sich wohl sicher daraus erklärt, daß sich die Flüssigkeiten dnrch Diffusion ausgeglichen haben.

Schon bei dieser Methode kann man einen Unterschied zwischen

---

[1]) J. Massart: Recherches sur les organismes inférieurs. II. La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins. Bull. de l'Acad. d. Sciences de Belgique 3. Série T. 22.

der Wirkung der Schilddrüse und der Hypophysis einerseits nnd der des Muskelfleisches andererseits bemerken. Die beiden ersteren Stoffe wirken auf Paramäcien viel intensiver, indem 2—5 Minnten genügen, um fast alle Tiere in den Tropfen mit diesen Stoffen zu locken; dasselbe Resultat wird mit Mnskelfleisch erst nach 20—30 Minnten erreicht.

Wie gesagt, erfolgt der Übergang der Tiere ganz allmählich; dabei zeigen die Tiere sehr oft die von Jennings beschriebene „avoiding reaction“. Das alles beweist, daß eine passive Übertragung der Tiere mittels der Flüssigkeitsströme beim Vereinigen der Tropfen bei diesem Vorgang keine wesentliche Rolle spielt (vorausgesetzt natürlich, daß die beiden Tropfen gleich groß sind und vorsichtig genug vereinigt werden). Die Selbständigkeit der Bewegungen von Paramäcien läßt sich übrigens auch durch folgenden Versuch beweisen. Wenn man neben dem Tropfen mit Organstoff noch einen dritten Tropfen von Kultnrflüssigkeit ohne Tiere bringt und diese beide auch miteinander verbindet (Fig. 2), so treten längere Zeit entweder gar keine oder nur einzelne Tiere in diesen dritten Tropfen ein. Erst nachdem sich die Flüssigkeiten durch Diffusion vermischt haben, erfolgt auch hier eine gleichmäßige Verteilung der Tiere in allen drei Tropfen.

Eine zweite, zur Bestimmnng der Unterschiedsempfindlichkeit von mir gebranchte Methode war folgende. Ich brachte ein gewisses Quantum Kulturflüssigkeit mit möglichst vielen Tieren auf einen Objektträger nnd legte daranf ein mit ziemlich großen Wachsfüßchen versehenes Deckglas; unter das letztere wurde nachher ein, mit Versuchsflüssigkeit gefülltes Kapillarröhrchen eingeschoben, wie es auf Fig. 3—8 gezeigt ist. Solche Röhrchen können entweder an beiden Enden offen oder am äußeren Ende zugeschmolzen sein. Die Füllung der zugeschmolzenen Röhrchen erfolgt selbstverständlich nur mit Hilfe einer Luftpumpe. Man erzielt raschere Resultate bei Anwendung von beiderseits geöffneten Röhrchen, wo die Tiere in bezug auf den Sanerstoffgehalt der Flüssigkeit normalere Bedingnngen haben, als in den zugeschmolzenen Röhrchen, deren Inhalt unter der Luftpnmpe mehr oder weniger lnftfrei gemacht wnrde und auch später mit der umgebenden Luft nicht in unmittelbarer Berührung steht. Der etwaige Einwand, daß die Tiere beim Verdunsten der Flüssigkeit gewaltsam in das beiderseits offene Röhrchen gezogen werden, kann kaum gelten, weil das Verdunsten in einer fenchten Kammer äußerst langsam vor sich geht und außerdem, weil die Tiere nicht immer bei solchen Versuchen in das Röhrchen strömen; nach einer gewissen

Zeit nämlich, nachdem die Flüssigkeiten im Röhrchen und unter dem Deckglas ein Gleichgewicht ihrer chemischen Bestandteile erreicht haben, treten die Tiere wieder aus dem Röhrchen heraus, um sich überall gleichmäßig zu zerstrenen.

Der Verlauf eines Versuches mit zwei Paramäcienpräparaten und zwei beiderseits geöffneten Röhrchen, von denen das eine 1 proz. Lösung der Schilddrüse, das andere 1 proz. Lösung der Hypophysis cerebri enthält, ist in der Tabelle I geschildert.

Tabelle I.

(Anfang des Versuches 14. VI. 10 U. vm.)

Datum	Röhrchen mit 1 proz. Schilddrüsen-Lösung in dest. Wasser.	Röhrchen mit 1 proz. Lösung der Hyphophysis cerebri in dest. Wasser.
14. VII. 12 U. m.	Einige Tiere im Röhrchen.	Kein Tier im Röhrchen.
„ 6 U. nm.	Sehr viele Tiere im R.	1 Tier im R.
15. VI.	Nur wenige Tiere im R.	Wenige (etwa 5) Tiere im R.
16. VI.	Etwas mehr Tiere im R.	Etwas mehr (etwa 8) Tiere im R.
17. VI.	Einige Tiere im R., die übrigen um das Ende desselben angesammelt.	Die meisten Tiere im R.
18. VI.	Die meisten Tiere im R.	Die Tiere überall (im Röhrchen und unter dem Deckglas) gleichmäßig zerteilt.
19. VI.	Nur 1 Tier unter dem Deckglas, alle übrigen im R.	Die meisten Tiere im R.
20. VI.	Wie gestern.	Nur 1 Tier unter dem Deckglas, alle übrigen im R.
22. VI.	Die meisten Tiere im R.	Die meisten Tiere im R.
27. VI.	Wie früher.	Wie früher.
8. VII.	Viele Tiere im R.	Viele Tiere im R.
25. VII.	Die Tiere gleichmäßig im R. und unter dem Deckglas zerteilt.	Alle Tiere unter dem Deckglas.

Aus dem Versuche folgt, daß Paramäcien eine gewisse Neigung zu beiden Organstofflösungen besitzen. Es handelt sich jedoch nicht um Chemotropismus, weil die Tiere auch hier, wie im Versuche mit den Tröpfchen, nicht regelmäßig in der Richtung zu den Organstoffen schwimmen, sondern nur zufällig in dieselben geraten und oft aus dem Röhrchen heraustreten. Es scheint, als ob die Tiere einen Aufenthalt im Röhrchen vorziehen, soweit dasselbe eine stärkere

Lösung des Organstoffes enthält. Das äußert sich darin, daß sie bei ihrer Bewegung in der Richtnng zur Kulturflüssigkeit öfter eine „avoiding reaction" ausführen als bei der Bewegung in umgekehrter Richtung. Das Ansammeln der Tiere im Röhrchen geht daher anf solche Weise anch nur langsam vor sich; der Höhepunkt der Ansammlnng wird erst am 4. bis 6. Tage erreicht.

Ähnliche Resultate ergaben auch Versnche mit zngeschmolzenen Röhrchen, nur verlief hier der Prozeß etwas langsamer, indem der Höhepunkt der Wirkung erst nach einem längeren Zeitraume erfolgte. In Tabelle II anf S. 316 habe ich den Verlauf eines solchen Experimentes geschildert, bei welchem ich eine 5 proz. Lösung der früher genannten Organstoffe verwendet habe. Diese stärkere Lösnng wirkt, wie meine Kontrollversuche zeigen, viel energischer. Gleichzeitig habe ich aus derselben Kultnr Paramäcienpräparate angefertigt, in welche einerseits zugeschmolzene Röhrchen mit einer ½ proz. Lösung von Nebennierenextrakt, einer 5 proz. Lösnng von Muskelfleisch, filtrierter Kultnrflüssigkeit nnd destilliertem Wasser eingeführt wurden.

Aus den beiden ersteren Rnbriken der Tabelle ersieht man, daß die Röhrchen mit destilliertem Wasser nnd Kulturflüssigkeit keine Anziehnngswirkung auf die Tiere ausüben, so daß eine Beteiligung der Thigmotaxis bei diesen Experimenten für völlig ausgeschlossen gehalten werden darf. Die Flüssigkeit mit dem Muskelfleisch besitzt eine Anziehungskraft für Paramäcien, die jedoch viel geringer ist, als die der drei übrigen Organstoffe. Dies ergibt sich erstens daraus, daß die Prozentzahl der ins Röhrchen eingedrnngenen Tiere nur einmal bis 50 gestiegen, meist aber viel geringer blieb, nnd zweitens aus dem Umstande, daß die Tiere sich verhältnismäßig selten am Eingang des Röhrchens mit Muskelfleischlösung ansammeln, wie sie es gewöhnlich an den Röhrchen mit anderen Organstoffen tun (Fig. 3. 4, 5). Die letztere Erscheinnng war anch an den Röhrchen mit Hypophysis nicht immer zu beobachten; hier spricht aber für die Annahme einer großen Anziehungskraft die enorme Zahl (98 Proz.) der, in das Röhrchen eingedrungenen Tiere (Fig. 6). Der Nebennierenextrakt spielt in bezug auf die Unterschiedsempfindlichkeit der Paramäcien etwa dieselbe Rolle, wie der Extrakt der Schilddrüse nnd des Hirnanhangs. Der Höhepunkt der Wirkung trat bei diesem Experiment etwa am 7. bis 8. Tage auf, nnd etwa am 9. Tage fingen die Tiere an, sich mehr gleichmäßig im Röhrchen und nnter dem Deckglas zu verteilen. Von dieser Zeit an bemerkt man auch keine Ansammlungen der Tiere mehr am Eingang in das Röhrchen.

Tabelle II.

(Anfang des Versuches 29./VI.)

Datum	Destilliertes Wasser		Kulturflüssigkeit (filtriert).		5 proz. Lösung des Muskelfleischpräparates		$^1/_4$ proz. Lösung des Nebennierenpräparates		5 proz. Lösung des Schilddrüsenpräparates		5 proz. Lösung des Hypophysispräparates	
	Sind die Tiere am Eingang in das Röhrchen gesammelt?	Prozentzahl der in das Röhrchen eingedrungenen Tiere.	Sind die Tiere am Eingang in das Röhrchen gesammelt?	Prozentzahl der in das Röhrchen eingedrungenen Tiere.	Sind die Tiere am Eingang in das Röhrchen gesammelt?	Prozentzahl der in das Röhrchen eingedrungenen Tiere.	Sind die Tiere am Eingang in das Röhrchen gesammelt?	Prozentzahl der in das Röhrchen eingedrungenen Tiere.	Sind die Tiere am Eingang in das Röhrchen gesammelt?	Prozentzahl der in das Röhrchen eingedrungenen Tiere.	Sind die Tiere am Eingang in das Röhrchen gesammelt?	Prozentzahl der in das Röhrchen eingedrungenen Tiere.
30./VI.	Nein	0	Nein	0	Nein	11	Ja	25	Ja	35	Ja	63
1./VII.	Nein	0	Nein	0	Nein	18	Ja	3	Ja	35	Ja	57
2./VII.	Nein	10	Nein	0	Ja	34	Ja	26	Ja	45	Nein	59
3./VII.	Nein	0	Nein	3	Ja	40	Ja	38	Ja	55	Nein	68
4./VII.	Nein	0	Nein	6	Nein	43	Ja	44	Ja	40	Nein	68
5./VII.	Nein	0	Nein	6	Nein	13	Ja	75	Ja	20		98
8./VII.	Nein	0	Nein	4	Nein	50	Ja	75	Ja	60		94
12./VII.	Nein	0	Nein	4	Ja	0	Nein	85	Nein	60	Nein	60
17./VII.	Nein	5	Nein	4	Nein	23	Nein	85	Nein	30	Fast alle Tiere gestorben	
25./VII.	Fast alle Tiere gestorben		Nein	30	Nein	23	Fast alle Tiere gestorben		Nein	30	Alle Tiere gestorben	
9./VIII.	Alle Tiere gestorben		Nein	10	Nein	5	Alle Tiere gestorben		Nein	30	Alle Tiere gestorben	

Sehr charakteristisch in diesem Versuche ist der Umstand, daß die Tiere nur in die erste Hälfte oder in das erste Drittel des Röhrchens eintreten und dabei im Anfangsteile desselben besonders dicht angehäuft sind (Fig. 3—6). Die, dem zugeschmolzenen Ende anliegende Röhrchenpartie bleibt, wohl wegen des Sauerstoffmangels, gewöhnlich ganz frei von Paramäcien, wogegen sie bei beiderseits offenen Röhrchen in diesem hervorragenden Ende besonders zahlreich sind.

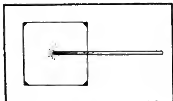


Fig. 3.

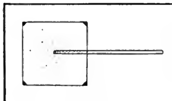


Fig. 4.

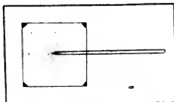


Fig. 5.

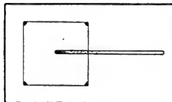


Fig. 6.

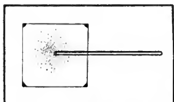


Fig. 7.

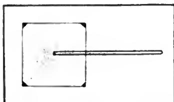


Fig. 8.

Fig. 3—8. Unterschiedsempfindlichkeit der Paramäcien. Unter den Deckgläschen Kulturflüssigkeit, in den Röhrchen Lösungen der Organstoffe. — Fig. 3. ½ proz. Lösung des Nebennierenextraktes. Am 7. Tage seit dem Anfang des Versuches. — Fig. 4. 5 proz. Lösung der Schilddrüse; am 2. Tage. — Fig. 5. Dasselbe; am 5. Tage. — Fig. 6. 5 proz. Lösung der Hypophysis cerebri; am 7. Tage (nur 1 Tier unter dem Deckglas, alle übrigen im Röhrchen). — Fig. 7. 3 proz. Lösung des Nebennierenextraktes; am 4. Tage. — Fig. 8. Dasselbe; am 7. Tage.

Versucht man das Röhrchen mit einer stärkeren Organstofflösung zu füllen, z. B. mit einer 3 proz. Lösung des Nebennierenextraktes,

so sammeln sich die Tiere zuerst nur am Eingange in das Röhrchen, ohne ins Innere einzutreten (Fig. 7). Das Röhrchen bleibt auf diese Weise etwa bis zum fünften Tage nach dem Beginn des Versuches ganz frei von Tieren. Erst später, zur Zeit, wo die Konzentration der Flüssigkeit im Röhrchen etwas schwächer wird, erfolgt ein allmähliches Eindringen der Paramäcien (Fig. 8). Weiter verläuft der Prozeß ebenso wie in den oben beschriebenen Fällen.

Eine, aus allen diesen Versuchen klar zutage tretende Neigung der Paramäcien zu Organstoffen hat mich veranlaßt, auch weitere Versuche anzustellen um die Lebensfähigkeit der Tiere in verschieden starken Organstofflösungen zu prüfen.

Ich möchte hier die zahlreichen Literaturangaben über die Einwirkung verschiedener Medien auf die Infusorien nicht besprechen, um so mehr als die älteren Angaben hierüber von Bütschli[1]) und die neueren von Fürth[2]) zusammengestellt sind. Nur auf die Arbeit von René Sand[3]) will ich etwas näher eingehen, weil die Endresultate derselben mit den meinigen eine große Analogie zeigen. Die Beobachtungen von René Sand erstrecken sich jedoch nur auf Arsenikanhydrid, Chininsulfat, Eisenchlorid und Alkohol. Als besonders interessant hat sich dabei die Wirkung der arsenigen Säure auf die Infusorien (*Stylonychia*) erwiesen. Die stärkeren Lösungen dieser Säure töteten die Tiere, in einer sehr schwachen Lösung dagegen (1 : 10 000 000) wurde die Fortpflanzung der Tiere bedeutend lebhafter als in der Kulturflüssigkeit (Stärkewasser). R. Sand konnte innerhalb von 8 Tagen aus einem Exemplar in dem Stärkewasser mit arseniger Säure 100 Tiere, in dem Stärkewasser allein nur 50 Stück bekommen.

Die Schilddrüse übt, wie weiter unten mitgeteilt wird, auch eine fördernde, jedoch noch energischere Wirkung auf die Lebens-

---

[1]) O. Bütschli: Infusoria. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I Abt. III 1887—1889 p. 1816—1819.

[2]) O. v. Fürth: Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903 p. 625—628, 630—636.

[3]) René Sand: Action thérapeutique de l'Arsenic, de la Quinine, du Fer et de l'Alcohol sur les Infusoires ciliés. Arbeiten a. d. Therapeut. Labor. der Univ. Brüssel 1901.

Ich citiere nach dem Referat von O. Ziegler im Biol. Centralbl. Bd. 22 1902 p. 216, 217.

funktionen der Infusorien aus.[1]) Ich brachte gewöhnlich auf einen Objektträger ein paar Tropfen der Versuchsflüssigkeit und setzte einige Tiere hinein; nachher wurde die Flüssigkeit mit einem Deckglas (mit Wachsfüßchen) bedeckt, und das Präparat in die Feuchtkammer gestellt. Gleichzeitig machte ich noch mehrere Präparate aus verschiedenen Flüssigkeiten, deren Wirkung auf Paramäcien verglichen werden sollte; dabei wurden die Tiere immer aus einer und derselben Kultur genommen.

Es hat sich erwiesen, daß stärkere Organstofflösungen für Paramäcien schädlich sind. Alle Tiere sterben nämlich innerhalb 15 Minuten, wenn sie in eine 5 proz. Lösung von Nebennierenextrakt gebracht werden; in einer 5 proz. Lösung der Schilddrüse gehen sie innerhalb 20 und in einer ebenso starken Hypophysislösung innerhalb 30 Minuten sämtlich zugrunde. Die Tiere werden sofort nach dem Verbringen in die Lösungen stark erregt, sie schwimmen nicht mehr in geraden Linien von einem Rande des Präparates zu einem anderen, sondern wechseln beständig ihre Bewegungsrichtung, so daß sie sich auf diese Weise von einer gewissen Stelle des Präparates längere Zeit nicht entfernen können. Nachher werden sie allmählich ruhiger und beim Absterben schleudern sie ihre Trychocysten aus.

In einer schwächeren Lösung (1—$^1/_2$ proz.) bleiben die Tiere länger lebendig, und vermehren sich darin rascher als in der Kulturflüssigkeit. Dabei bemerkt man, daß die Wirkungsweise der drei Organstoffe verschieden ist. Zur Illustration habe ich auf Tabelle III den Verlauf eines Versuches notiert, wo außer den Präparaten mit 1 proz. und $^1/_2$ proz. Lösungen der Organstoffe noch zwei Kontrollpräparate, ein mit destilliertem Wasser, ein anderes mit Kulturflüssigkeit beobachtet wurden. In jedes Präparat setzte ich am Anfang des Versuches aus einer und derselben Kultur je 3 Tiere. Die Präparate wurden nachher unter vollständig gleichen Bedingungen in hellen gläsernen Feuchtkammern aufbewahrt. Die Zahlen der Tabelle III, ebenso wie der folgenden Tabellen beziehen sich auf lebende Paramäcien in jedem einzelnen Präparat.

Die Resultate des Experimentes sind insofern überraschend, als sie eine äußerst intensive Einwirkung der Schilddrüse auf die Vermehrung der Paramäcien zeigen. Die Tiere in destilliertem Wasser

[1]) Es soll hier bemerkt werden, daß das frisch bezogene Schilddrüsenpulver eine viel intensivere Wirkung zeigt als das alte, längere Zeit gestandene, obwohl ich das Glas nach jeder Wegnahme des Pulvers sorgfältig verkorkte.

Tabelle III.

(Anfang des Versuches 20./VI.)

Datum	Destilliertes Wasser	Kulturflüssigkeit	Extract. suprarenale in destilliertem Wasser		Hypophysis cerebri in destilliertem Wasser		Gland. thyreoidea in destilliertem Wasser	
			½ %	1 %	½ %	1 %	½ %	1 %
20./VI.	3 Tiere	3 Tiere	3 Tiere	3 Tiere	3 Tiere	3 Tiere	3 Tiere	3 Tiere
21./VI.	2 „	3 „	5 „	0	3 „	3 „	3 „	3 „
22./VI.	2 „	3 „	9 „	0	3 „	10 „	20 „	14 „
23./VI.	1 Tier	1 Tier	12 „	0	6 „	12 „	80–100 „	50–60 „
24./VI.	1 „	0	0	0	10 „	12 „	100–120 „	100 „
25./VI.	0	0	0	0	10 „	12 „	100–120 „	100–120 „
27./VI.	0	0	0	0	10 „	12 „	100–120 „	120–150 „
29./VI.	0	0	0	0	15 „	15 „	100–120 „	120–150 „
8./VII.	—	—	—	—	—	0	—	—
16./VII.	—	—	—	—	0	—	—	—
25./VII.	—	—	—	—	—	—	0	—
2./VIII.	—	—	—	—	—	—	—	2 „

und in der Kulturflüssigkeit sind, ohne sich zu teilen, im Laufe der ersten 5 Tage abgestorben, in einer 1 proz. Lösung des Nebennierenextrakts waren sie alle schon am zweiten Tage tot, und in einer schwächeren ($^1/_2$ proz.) Lösung desselben Stoffes sind sie allmählich bis zu 12 vermehrt, bald aber auch zugrunde gegangen. In einer 1 proz. Lösung von Hypophysis lebten die Tiere etwa 17 Tage, und in einer $^1/_2$ proz. Lösung 25, wobei in beiden Fällen ihre Zahl von 3 bis zu 15 gestiegen war. Demgegenüber bemerken wir in den beiden Schilddrüsenlösungen eine enorme Vermehrung der Tiere; innerhalb der ersten 3—4 Tage stieg die Zahl im Präparat von drei auf über 100 Tiere. Ich habe meine Präparate jeden Tag um eine gewisse Stunde (10 Uhr vormittags) nachgesehen, so daß in den ersteren Versuchstagen jede von mir notierte Tiervermehrung im Laufe von 24 Stunden stattgefunden hatte. An manchen Tagen z. B. zwischen 21./VI. und 22./VI. hatten sich die Tiere der $^1/_2$ proz. Lösung, obwohl ihre Lage zwischen Objektträger und Deckgläschen nicht gerade günstig war, dreimal geteilt. Es ist mir nicht bekannt, ob eine so intensive Vermehrung von *Paramaecium caudatum* auch unter anderen Bedingungen irgend einmal beobachtet wurde, ich kann hier jedoch die Angaben von Maupas [1]) und Joukowsky [2]) anführen, welche die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Infusorien speziell untersuchten. Nach diesen Autoren kann *P. caudatum* bei günstigen Bedingungen im Laufe von 24 Stunden 1—2 Teilungen durchmachen. Die Temperatur, bei welcher Joukowsky seine Tiere kultivierte, war 19—23° C. Ich habe in meinen ersten Protokollen leider nicht überall die Temperatur notiert, in bezug auf die, später folgende Tabelle V kann ich aber angeben, daß die Temperatur am 17. bis 19. Juli etwa 20—22° C, am 20.—22. Juli — 18$^1/_2$° C war. Und bei dieser Temperatur haben sich die Tiere in der Schilddrüsenlösung oft dreimal im Laufe von 24 Stunden geteilt. Auch in bezug auf die Lebensdauer der Tiere erwies sich die Schilddrüsenlösung günstiger als alle übrigen, von mir untersuchten Nährflüssigkeiten. Einige von meinen Präparaten mit dieser Lösung bewahre ich in Feuchtkammern schon monatelang auf, und die Tiere sind noch lebendig. In solchen älteren Präparaten vermindert sich allmählich die Zahl der Tiere, welche dabei auch ihre Lebhaftigkeit verlieren

[1]) E. Maupas: Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. 2. Série T. 6.

[2]) D. Joukowsky: Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. Verhandl. d. naturh. mediz. Vereins Heidelberg Bd. 6.

und meistens ganz ruhig an einer Stelle liegen. Bei einem leichten Anklopfen des Deckglases oder sogar bei einer sehr intensiven Belichtung des Präparates, z. B. beim Übertragen desselben auf den Objekttisch eines, mittels einer Gasglühlampe und einer sog. Schusterglocke beleuchteten Mikroskopes, geraten die Tiere von neuem in Bewegung, die nach der Beendigung des Reizes wieder aufhört. Auf Grund meiner letzteren Beobachtung bezweifle ich die Richtigkeit der allgemein verbreiteten Meinung, daß nämlich *Paramaecium caudatum* gegen das Licht vollständig unempfindlich sein soll.

Der ganz regelmäßig auftretende Unterschied der Vermehrungsintensitäten von Paramäcien in der Hypophysis und in der Schilddrüsenlösung spricht dafür, daß der letztere Stoff den Tieren nicht nur günstige Nahrungsbestandteile darbietet, sondern auch spezifisch wirksame Substanzen enthält, welche der Hypophysis fehlen oder in einer nur sehr geringen Menge zukommen. Das kann weiter durch Vergleichsversuche begründet werden, die ich mit anderen Nährflüssigkeiten, nämlich mit Muskelfleisch- und Hühnereiweißlösung angestellt habe.

Wenn man diese Flüssigkeiten, in der für Paramäcien günstigsten Konzentrationen anwendet (d. h. eine $^1/_2$ proz. Muskelfleisch- und eine 5 proz. Hühnereiweißlösung), so vermehren sich darin die Tiere ganz energisch, indem sie nicht selten im Laufe von 24 Stunden ein bis zwei Teilungen durchmachen. Die Vergrößerung der Zahl der Tiere erfolgt hier aber stufenweise (Tabelle IV) im Gegensatz

Tabelle IV.

	$^1/_2$ % Muskelfleischlösung in destilliertem Wasser	5 % Hühnereiweißlösung in destilliertem Wasser
1. Tag	2 Tiere	3 Tiere
2. „	2 „	6 „
3. „	6 „	20 „
4. „	15 „	20 „
5. „	15 „	25 „
6. „	50 „	25 „
7. „	60 „	35 „
8. „	60 „	50 „
9. „	60 „	50 „
10. „	75 „	50 „
11. „	75 „	80 „
14. „	85 „	80 „
17. „	85 „	110 „
23. „	100 „	110 „

zu einer sich plötzlich vollziehenden Vermehrung der Tiere im Schilddrüsenauszug (Tabelle III).

Von meinen zahlreichen Versuchen in bezug auf die Wirkung der Schilddrüsen- und der Hühnereiweißlösung will ich hier noch einen anführen, wo die mikroskopischen Präparate aus beiden diesen Flüssigkeiten mit Paramäcien gleichzeitig gemacht wurden und sich während des Versuchs unter ähnlichen Bedingungen befanden.

Tabelle V.

(Anfang des Versuches 17./VII.)

Datum	Kulturflüssigkeit mit festen Partikelchen	Hühnereiweißlösung in dest. Wasser 5%	Gland. thyreoidea in dest. Wasser (*a*) 1%	Gland. thyreoidea in dest. Wasser (*b*) 1%
17./VII.	3 Tiere	3 Tiere	1 Tier	2 Tiere
18./VII.	3 „	7 „	8 Tiere	7 „
19./VII.	3 „	28 „	50 „	12 „
20./VII.	15 „	50 „	100 „	15 „
21./VII.	26 „	50 „	100 „	80 „
25./VII.	35 „	25 „	100 „	160 „
27./VII.	30 „	40 „	80 „	160 „
30./VII.	20 „	150 „	70 „	130 „
9./VIII.	1 Tier	0	50 „	100 „
23./VIII.	1 „	0	0	0

Neben den zwei Präparaten aus 1 proz. Schilddrüsen- und einem aus 5 proz. Hühnereiweißlösung beobachtete ich ein Kontrollpräparat mit Kulturflüssigkeit, in welche ich aber möglichst viele feste Partikelchen aus dem Kulturglas (Pilze usw.) gebracht hatte. Auf diesen Reichtum an Nahrung ist wohl die intensivere Fortpflanzung der Tiere in dieser Flüssigkeit zurückzuführen (vgl. Tabelle III). Der Umstand, daß die Vermehrungsintensität der Paramäcien in der Schilddrüsenlösung und in anderen Nährflüssigkeiten verschieden ist, geht auch aus Tabelle V ganz klar hervor. Eine dreifache Teilung der Tiere in 24 Stunden, wurde auch hier nur in der Schilddrüsenlösung konstatiert (Tabelle V. Gl. thyr. *a* am 18. und 19./VII. Gl. thyr. *b* am 21./VII.).

Dazu möchte ich bemerken, daß einige von meinen Experimenten in folgender Weise angestellt wurden. Zuerst isolierte ich ein Tier in der Kulturflüssigkeit, nach der ersten Teilung desselben setzte ich das eine Tochterparamäcium in Schilddrüsenlösung, das zweite in eine andere Flüssigkeit und beobachtete dann ihre Fortpflanzungs-

geschwindigkeit. Auch diese Experimente ergaben den vorher geschilderten ähnliche Resultate.

Einen wesentlichen Unterschied bieten die, in einer Schilddrüsen- und in einer Hühnereiweißlösung kultivierten Tiere in bezug auf ihre Körpergröße. Die Länge der normalen Tiere meiner Heukulturen schwankte zwischen 180—230 μ. In den Schilddrüsenkulturen waren die meisten Tiere ebenso groß (Fig. 9 *A*); ich habe da zuweilen sogar kleinere Tiere, etwa von 170 μ Länge gefunden. Die Paramäcien jedoch, welche einige Tage in einer Eiweißlösung verbleiben, sind stark gewachsen (Fig. 9 *B*). Ihre Länge beträgt im Durchschnitt etwa 260 μ und schwankt zwischen 220—300 μ. Dementsprechend werden sie auch bedeutend dicker, wie Fig. 9 zeigt.

Diese Tatsache spricht, meiner Ansicht nach, ganz bestimmt dafür, daß die Schilddrüsenlösung nicht nur mit Nahrungsbestandteilen wie die Eiweißlösung reichlich versehen ist, sondern auch besondere Snbstanzen enthält, die der letzteren Lösung fehlen und die dem Stoffwechsel der Tiere eine besondere Energie verleihen. wodurch die, vom Tiere aufgenommene Nahrung sehr rasch von dem Organismus für die Fortpflanzung verwertet wird. Die Angaben der früher citierten Autoren, daß die Schilddrüsenfütternng eine



Fig. 9. Größe und Körpergestalt der Paramäcien: *A* aus der Schilddrüsenlösung; *B* aus der Hühnereiweißlösung. Vergr. etwa 125.

Steigerung des Stoffumsatzes im tierischen Körper hervorruft, stimmen mit meiner Auffassung völlig überein. Eine noch deutlichere Parallele kann man allerdings zwischen meinen Versnchen und denjenigen von Lanz ziehen, welcher den Einfluß der Schilddrüse auf die Fortpflanzungsfähigkeit der Hühner untersuchte. „Von 9 ganz gleich alten, $1\frac{1}{2}$ jährigen Hühnern gab Lanz dem einen täglich 10 bis 30 g Schilddrüse zu fressen. Während nun die anderen 8 zusammen in 23 Tagen 42 Eier legten, legte das neunte, mit Schilddrüse gefütterte, allein in derselben Zeit 16 Eier, also dreimal soviel wie die anderen.

Das Gewicht dieser Eier nahm allmählich zu: das letzte, vor der Schilddrüsenfütterung gelegte, wog 50 g; das Gewicht der nach der Schilddrüsenfütterung gelegten stieg allmählich auf 60." [1])

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchung bestehen also darin, daß die Schilddrüse, ebenso wie einige andere Organstoffe, in gewissen Lösungskonzentrationen eine anziehende Wirkung auf einzellige Organismen ausüben, daß aber der befördernde Einfluß der Schilddrüse auf die Fortpflanzungsfähigkeit der Tiere sehr groß ist und den Einfluß der übrigen Stoffe bedeutend übertrifft. Welche Bestandteile der Schilddrüse dabei wirksam sind, das kann man natürlich aus meinen bisherigen Versuchen nicht ermitteln; es läßt sich jedoch vermuten, daß die Infusorien auch für Forschungen in dieser Richtung ein geeignetes Objekt darstellen können.

[1]) O. Lanz: Mitteil. a. d. Kliniken der Schweiz III. Ser. 1895. Citiert nach G. v. Bunge: Lehrbuch der Physiologie des Menschen II. Bd. 2. Aufl. Leipzig 1905 p. 639.

Heidelberg, im Oktober 1907.

Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten, Hamburg.
Leiter: Prof. Dr. Nocht.

Über ein Epithelioma der Barben.

Von
G. Keysselitz.

(Hierzu Tafel XVII u. XVIII und 1 Textfigur.)

Auf den wulstigen Lippen der Moselbarben (*Barbus fluviatilis* Cuv.) kann man öfters ein Epithelioma beobachten. Dasselbe kann an allen Stellen der Lippe sitzen, selten greift es auf die Haut (des Oberkiefers) über. Es erreicht Hirsekorn- bis Erbsengröße. Häufig findet man nur ein einziges, seltener mehrere 3—4 Epithelioma, die räumlich voneinander entfernt sind, oder sich berühren. Dieselben besitzen meist an der Basis im Querschnitt eine rundliche bis ovale Gestalt und stellen entweder flache Buckel mit leicht höckriger Oberfläche oder kegelförmige Gebilde dar. Ihre Farbe gleicht der der Lippe (gelblich-weiß). Mitunter sind sie an der Oberfläche leicht oder stärker erodiert. Ich habe sie bei Barben von 20—35 cm Länge und zwar ziemlich selten beobachtet. Den Prozentsatz kann ich leider nicht angeben. Sie kamen mir nur während der Zeit von Anfang April bis Mitte Juli zu Gesicht; von da ab bis Mitte September nicht mehr. Nach Angaben der Fischer treten sie häufiger im Frühjahr auf und verschwinden im Sommer. Ich habe der Krankheit anfangs weniger Aufmerksamkeit geschenkt, da ich anderweitig beschäftigt war, infolgedessen auch nur wenig Material (Ende Juni und Anfang Juli) konserviert. Später (Ende Juli) konnte ich trotz eifrigen Suchens nichts mehr erhalten.

Das Material ist ansschließlich in starkem FLEMMING'schen Gemisch fixiert worden. Als Farbstoffe benutzte ich in der Hauptsache EHRLICH'sches Hämatoxylin und die von BREINL für Trypanosomen angegebenen Farblösnngen. Durch letztere vermochte ich die Chlamydozoen (vgl. später) am besten darzustellen. Man kann sie auch schon bei einfacher EHRLICH'scher Hämatoxylinfärbung wahrnehmen.

Die Epithelschicht der Lippenhaut der Barbe beträgt bei Tieren von 35 cm Länge ca. 200—400 μ. Man findet zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen sehr zahlreiche Schleimzellen, die in den oberen und mittleren Schichten liegen. Durchwandernde Leucocyten sind hänfig. Sinnesknospen trifft man ziemlich zahlreich. Die Papillen stellen flache Höcker dar.



Fig. A. Epithelioma der Barbe (Übersichtsbild).

Die Stärke der mir vorliegenden Epithelioma (Fig. A) schwankt an den dicksten Stellen zwischen 2—$3\frac{1}{2}$ mm. Mitosen fehlen, Schleimzellen finden sich nnr in geringen Mengen und liegen in den mehr oberflächlichen Partien.

Ihr Sekret nimmt mit EHRLICH'schem Hämatoxylin nicht mehr wie normal einen blanen, sondern einen grauen Farbton an, oder tingiert sich überhaupt nicht. Ihre Funktion ist gestört. In Zerfall begriffene Schleimzellen trifft man mehrfach. Relativ häufig sieht man einzelne oder mehrere dicht beieinander liegende Zellen in

hyaliner Degeneration[1]) begriffen. Derartig veränderte Zellen zerfallen später. Eine hyaline Degeneration kann auch die die Epithelschicht durchwandernden Lencocyten erfassen. In den oberflächlichen Schichten beobachtet man auch öfters Zellen, die eine andere meist hyalin degenerierte nnd in Zerfall begriffene Zelle nmschließen. Die Papillen sind langgestreckt nnd laufen meist spitz ans, sie reichen bis tief in das Epithelioma hinein. In der Nähe der Papillen liegen die Zellen dicht gedrängt beieinander nnd weisen eine längliche Gestalt auf (Fig. 12). Weiter davon entfernt bekommen sie eine mehr gedrnngene Form und sind etwas lockerer angeordnet, so daß die Interzellularlücken klar hervortreten (Fig. 10 und 11). Im Plasma dieser Zellen trifft man öfters in großer Menge faserige, verschieden starke Strukturelemente, die auf dem Querschnitt eine annähernd runde oder auch etwas unregelmäßige Gestalt haben. Sie dürften als Kromayer'sche Epithelfasern anzusehen sein. Anf Fig. 10 nnd 11 sind sie an verschiedenen Stellen zu sehen.

Der Kern der normalen Epithelien hat je nach der Form der Zellen in den verschiedenen Lagen der Schicht eine länglich gestreckte bis leicht ovale nnd rundliche Gestalt, auch etwas nnregelmäßig gestaltete Kerne kommen vor.

Die Oberfläche der Kerne in den tieferen Schichten des Epithels ist nicht vollkommen eben, sondern leicht gewellt wie die einer schwach getrockneten Weinbeere. In den mehr peripheren Lagen dagegen ziemlich glatt. Den Abschluß gegen das nmgebende Plasma bildet eine distincte, mit Chromatin imprägnierte Membran. Den Inhalt stellt ein mäßig feines, ziemlich gleichmäßig ansgebildetes Lininalveolarwerk dar, dem Chromatin in Form feinerer Partikel eingestreut ist. In diesem Gerüst liegen isoliert 1—2 (znweilen 3, selten 4 und mehr) Nucleolen. Dieselben bestehen aus Plastin (Nucleolarsubstanz), das innig mit Chromatin vermischt ist. Ihr Gefüge ist meistens ziemlich dicht, so daß sich feinere Strukturen kaum erkennen lassen. Sie haben eine rundliche oder längliche, auch nnregelmäßige Gestalt und sind annähernd gleich oder etwas verschieden groß. In das Kerngerüst senden sie häufig kurze Ausläufer aus. Mehrfach verschmelzen anch 1—3 Nucleolen miteinander. Man findet dann ein stabförmiges Gebilde im Kern. Bei Durchmusterung vieler Zellen gewinnt man den Eindrnck, daß innige Wechselbeziehungen zwischen den Nucleolen und dem Chromatin des Kernes

[1]) Wenigstens lassen sich die Veränderungen mit den Erscheinnngen einer hyalinen Degeneration vergleichen. Es treten im Plasma an einer oder an verschiedenen Stellen homogene Flecken auf, die sich vergrößern nnd später zerfallen.

stattfinden. Die Nucleolen erscheinen als Depot, aus dem der Kern Chromatin beziehen kann und in dem er Chromatin aufspeichert.

Die Veränderungen an den Kernen lassen auf einen fortschreitenden Prozeß schließen.

Sie beginnen damit, daß sich um 1, häufig 2, mehrfach 3, seltener 4 und mehr rundliche bis ovale Centren, auf die ich später genauer eingehe, ein heller Hof bildet (Fig. 1 und 2). Derselbe hat eine rundliche bis länglich gestreckte Form und besitzt eine glatte Oberfläche. Er tritt in Erscheinung durch das Fehlen der chromatischen Substanz auf dem Kernliningerüst, das sich selbst ja nicht mit Kernfarbstoffen tingiert. Es ist zu Anfang noch gut erhalten und trägt in der Umgebung des hellen Hofes in normaler Weise Chromatin.

In der Folgezeit wächst die achromatische Zone, indem an ihrer Oberfläche gleichmäßig fortschreitend Chromatin schwindet. Das Liningerüst nimmt hierbei im Laufe der Zeit eine gröbere Struktur an und wird öfters bis auf wenige stärkere, nach den oben genannten Centren ziehende Fäden, denen Spuren von Chromatin eingelagert sein können, reduziert. Schließlich verliert der Kern sein Chromatin bis auf spärliche, der chromatinhaltigen Membran angelagerte Reste (Fig. 5 und 6). Mehrfach bleiben jedoch auch kleinere und größere Kernpartien von diesen Umwandlungen verschont (Fig. 5, 8).

Wenn mehrere von je einem hellen Hof umgebene Centren im Kern vorhanden sind, so stoßen bei zunehmender Größe die achromatischen Zonen aneinander und platten sich gegenseitig ab. Sie bleiben zu Anfang durch schmale Brücken chromatinhaltigen Linins getrennt, um später unter Resorption der Scheidewand zu konfluieren. Diese Vereinigung tritt jedoch nicht in allen Fällen ein. Man findet zahlreiche Kerne in denen die, die achromatischen Zonen trennende Schicht erhalten bleibt.

Fast regelmäßig trifft man außerhalb des hellen Hofes ein oder zwei bis zu vier dunkel gefärbte, rundliche auch längliche und unregelmäßig geformte Körper von nicht ganz gleichmäßiger Größe (Fig. 1—5, 7—9). Sie liegen meist der Membran dicht an. Häufig zeigen sie ein gleichmäßiges homogenes Aussehen, öfters besitzen sie im Innern eine helle Stelle (Fig. 1, 5, 9); auch eine Anflockerung und selbst einen Zerfall in Körner kann man nachweisen. Sie bestehen im wesentlichen aus Plastinsubstanz, der spärliches Chromatin eingelagert ist. Ich halte sie für Nucleolen, die ihre färbbare Substanz (Chromatin) zum größten Teile abgegeben haben (vgl. später) und zurzeit im Zellenbetriebe keine Rolle spielen.

Alle derartig veränderten Kerne zeigen etwas größere Dimensionen als die normalen Nuclei. Sie sind gebläht.

Die frühesten Stadien der oben erwähnten Centren sind kleine rundliche Gebilde mit glatter Oberfläche, die an irgend einer Stelle des unveränderten Kerngerüstes auftreten. Sie haben anfangs eine Größe von ca. $^1/_4$ μ und zeigen ein völlig homogenes Anssehen. Sie wachsen allmählich heran und nmgeben sich, wenn sie etwa $^3/_4$ μ Größe erreicht haben, mit einem hellen Hof. Von den Nncleolen lassen sie sich am besten bei Behandlung mit dem von Breinl für Trypanosomen angegebenen Farblösungen unterscheiden. Sie nehmen dann bei bestimmter Differenzierung einen lenchtend roten Ton an, während die Nucleolen blässer erscheinen und ein schmutziges rot bis brann anfweisen. Welche Nüancierung man auch bei dieser Färbnng durch die verschiedenen Grade der Differenzierung wählen mag, stets haben die Nucleolen ein etwas anderes nnd blasseres Aussehen. Sie besitzen keine Ausläufer mehr, sondern sind glatt umschriebene Gebilde. (Abgabe des disponiblen Chromatins.) Mit Hämatoxylin färben sich die fraglichen Körper etwas intensiver blau als die Nucleolen. Sie dürften auf Grnnd ihres färberischen Verhaltens aus Plastin (Nucleolarsnbstanz) bestehen, dem Chromatin eingelagert ist.

Wenn diese Nncleolarkörper etwas herangewachsen sind, vermag man noch vor Bildung des hellen Tones in ihnen weitere Einzelheiten festznstellen. Das Innere des Körpers erscheint etwas lichter und im Centrum gewahrt man ein kleines dentlich abgegrenztes Körperchen (Fig. 1 nnd 2). In der Folgezeit vergrößert sich nnn der Nucleolarkörper entsprechend den zunehmenden Dimensionen des ihn umgebenden hellen Hofes. Seine Oberfläche gibt die glatte Beschaffenheit anf, man gewahrt mehr oder weniger zahlreiche Fortsätze die sich in die achromatische Zone erstrecken. Das Innere des Körpers hellt sich noch mehr auf, das kleine in ihm befindliche Körperchen teilt sich, die Teilprodukte rücken auseinander, jedes von ihnen kommt in eine helle Zone zu liegen (Fig. 2, 3) und teilt sich abermals von neuem. Man kann schließlich im Innern des Nucleolarkörpers eine ganze Anzahl dieser kleinen runden dentlich abgegrenzten von einem hellen Hofe nmschlossenen Gebilde unterscheiden (Fig. 5). Ich habe bis zu acht solcher Körperchen zählen können. Sie imprägnieren sich ziemlich stark mit Ehrlich'schem Hämatoxylin und nehmen bei der Breinl'schen Färbung je nach der Differenzierung einen tief roten oder tief blanen Farbton an.

Wenn mehrere achromatische Zonen in einem Kern confluieren,

kommt es auch in der Regel zur Verschmelzung der Nucleolarkörper.

Nachdem das Chromatin des Kernes bis auf geringe in der Peripherie der achromatischen Zone befindliche Reste verbraucht ist (Fig. 6), treten eingreifende Veränderungen an den Nucleolarkörpern ein. Sie lockern sich auf, die färbbare Substanz verbreitet sich fortschreitend auf dem lockeren Liningerüst und es entstehen schließlich Kerne, wie sie aufeinander folgend in Figur 6 bis 9 wiedergegeben sind. Ich vermag zu diesem Zeitpunkt die fraglichen corpusculären Einschlüsse nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen. Ihr Schicksal von diesem Zeitpunkte an kenne ich nicht.

Über das weitere Verhalten der veränderten Kerne und ihrer Zellen kann ich nur wenig angeben. Sie gehen jedesfalls nicht ohne weiteres zugrunde. Es scheint mir vielfach eine Anreicherung von Chromatin stattzufinden. Die funktionelle Tätigkeit des Kerns im Stoffwechselgetriebe der Zelle scheint vielfach nicht erloschen zu sein. Die dunkeln, als Reste der Nucleolen (vgl. oben) angesehenen Körper werden vielfach intensiver färbbar; auch sieht man wiederholt, daß sie längere Ausläufer besitzen. Wann die Zellen absterben und unter welchen Umwandlungen ihre Teile der Tod erfolgt, entzieht sich meiner Kenntnis.

In den mir vorliegenden Epitheliomen, die annähernd den gleichen Entwicklungsgrad aufweisen, lassen sich neben relativ geringen Mengen anscheinend normaler Zellen, die an allen Stellen der Epithelschicht liegen können, zwei Gruppen von Zellen mit spezifisch veränderten Kernen nachweisen und zwar eine Gruppe, die die Umwandlungen von der ersten Bildung eines hellen Hofes im Kern um ein im wesentlichen aus Nucleolarsubstanz bestehendes Centrum bis zur Auflösung desselben umfaßt und eine Gruppe, die durch Zellen mit Kernen nach Auflockerung der Nucleolarkörper dargestellt werden. Die Stadien der beiden Gruppen liegen in mehr oder weniger gesonderten Nestern an allen Stellen der verdickten Epithellage zusammen (Fig. 10 und 12). An der Berührungsstelle der Nester finden sich Zellen mit Kernen, die Stadien der ersten und zweiten Gruppe und alle Übergänge aufweisen (Fig. 11). Die Zellnester, wie sie in Figur 10 abgebildet sind, liegen mehr in dem oberflächlichen Schichten des Epithels.

Die Vergrößerung des hellen Hofes deutet im Verein mit den Veränderungen an den beschriebenen Nucleolarkörpern darauf hin, daß in diesen Centren ein Verbrauch von Chromatin stattfindet. Die im Innern der Gebilde gelegenen Körperchen sind wahrscheinlich

als fremdartige parasitäre Elemente anfzufassen, deren unmittelbares Reaktionsprodukt die im wesentlichen aus Plastin bestehende Hülle ist. Ich stelle sie zu der von Halberstädter nnd Prowazek begründeten Gruppe der Chlamydozoa. Sie beziehen die zu ihrem Lebensprozeß notwendigen Nährstoffe ans dem Chromatin des Kernes.

Die Ncleolarkörper dürften mit den Zelleinschlüssen bei Vaccine nnd Variola bei den Epitheliomen der Hühner, dem Molluscnm contagiosum, beim Trachom, der Lyssa zu vergleichen sein. Sie bestehen wie diese in der Hauptsache ans Nucleolarsubstanz und stellen Reaktionsprodukte der Zelle auf eine Invasion kleinster parasitärer Gebilde der Chlamydozoa hin, dar.

Die Veränderungen sind vielleicht mit manchen, die Löwenthal bei der Karpfenpocke beschrieben hatte, zu vergleichen. Ebenso wie diese Krankheit findet sie sich am häufigsten im Frühjahre nach der Überwinterung der Fische.

Die Pockenkrankheit kommt nicht nur bei Karpfen, sondern auch bei Plötzen (z. B. Schöps, Nebenfluß der Spree) vor. In einem Fall traf ich sie bei einer 12 cm langen Forelle (Ruwerbach bei Trier). Sie verbreitet sich bei Karpfen vor allen Dingen in den Winterhältern, in denen die Tiere dicht beieinander stehen.[1]) Wie Hofer festgestellt hat, verlieren die Karpfen in Aquarien mit fließendem Wasser die Krankheit, um sie angeblich später wieder zn bekommen. Kürzlich hörte ich noch auf einer Fischereiversammlung, daß von einigen Züchtern die pockenkranken Tiere vernichtet werden, nm beim Übersetzen in einen anderen Teich ein Umsichgreifen der Krankheit zu verhindern. Mir scheint die Gefahr der Ansteckung in gewissem Sinne übertrieben. Soweit ich die Fischereiliteratnr seit einigen Jahren verfolgt habe, will es mir scheinen, daß bestimmte Wässer, deren Eigentümlichkeit ich vorläufig allerdings nicht bestimmt charakterisieren kann, daß Anftreten und Umsichgreifen der Seuche begünstigen. Ich glaube, daß Versuche, erkrankte Tiere in gute nahrungsreiche Karpfenwasser (Sommerteiche) zu setzen, insofern lohnen werden als die Krankheit znm Abheilen kommt. Auch ist zu berücksichtigen, daß in allen Pocken (bei Karpfen, die lange Zeit in Aqnarien gelebt haben) wahrscheinlich die Chlamydozoen verschwinden, wenigstens lassen sie sich in den typisch veränderten Zellkernen nicht mehr nachweisen. Diese Pocken wären demnach nicht mehr infektiös. Man müßte unter diesen Ge-

[1]) Die Krankheit soll übrigens in den meisten Zuchtteichen, allerdings häufig nur vereinzelt, vorkommen.

sichtspunkten Untersuchungen an Tieren, die aus Teichen kommen, anstellen. Um die Pocken experimentell zu übertragen, dürfte sich, wie PROWAZEK schon betont hat, ein Aufschließen, der von den Chlamydozoen ergriffenen Zellen durch Anmarzerierung oder Zerreiben empfehlen. Über die Karpfenpocke sind jedoch die Untersuchungen nicht beendet und man kann vorläufig über diese Krankheit kein definitives Urteil fällen.

Tafelerklärung.

Tafel XVII.

Fig. 1—9. Aufeinanderfolgende Stadien der Kernveränderungen in den Epithelzellen des Epithelioma.

Fig. 1—5. Fortschreitende Stadien der Bildung des hellen Hofes in den Kernen. Im Innern der großenteils aus Nucleolarsubstanz bestehenden Körper, die im Centrum des hellen Hofes liegen, befinden sich die Körperchen der Chlamydozoa.

Fig. 6—7. Zerfall der Nucleolarkörper. Die Körperchen der Chlamydozoa lassen sich nicht mehr nachweisen.

Fig. 8—9. Kerne nach dem Zerfall der Nucleolarkörper.

Tafel XVIII.

Fig. 10. Übersichtsbild über eine Gruppe der Stadien (Fig. 1—5).

Fig. 11. Übersichtsbild über Stadien der Fig. 1—9. Übergangszone zwischen den Gruppen der Fig. 10 und 12.

Fig. 12. Übersichtsbild einer Gruppe von Stadien der Fig. 8—9.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg.
Leiter: Prof. Dr. Nocht.)

Studien über Protozoen.

Von
G. Keysselitz.
Aus dem Nachlaß von Fritz Schaudinn.

(Hierzu Tafel XIX—XXI.)

Die Kernteilung von Oxyrrhis marina Dujardin.

Oxyrrhis marina Dujardin (Fig. 1—21) ist zuerst genauer von Blochmann studiert worden. Dieser stellte die Anwesenheit zweier Flagellen, eines einheitlichen, sich indirekt teilenden Nucleus und die Vermehrung durch Querteilung fest. Seine Angaben kann ich im wesentlichen bestätigen.

Der Körper.

Oxyrrhis besitzt einen länglichen, seitlich etwas abgeplatteten Körper von 10—34 μ Länge. Das eine Ende — Hinterende — ist leicht abgerundet; das Vorderende läuft in einen seitlichen, etwas verschieden großen Höcker aus. Man kann an den Flagellaten eine Vorder- und eine Hinterseite unterscheiden. Auf der Vorderseite liegt gegenüber dem erwähnten Höcker das Cytostom, und inserieren die Geißeln. Das Vorderende ist glatt bis zur Basis des Höckers. Daselbst liegt eine grubenförmige Vertiefung, die senkrecht zur Längsachse des Tieres nach der Cytostomseite hinüberzieht und im Cytostom ihr Ende findet. Dasselbe stellt eine mit ihrer Konkavität

nach der Höckerseite gerichtete längliche Vertiefung dar, die bis etwa zum mittleren Drittel des Körpers und weiter hinabzieht und eine seitliche Ausbuchtung besitzt. Dieselbe liegt an der Basis eines kleinen lappenförmigen Gebildes, das sich zwischen Höcker und Cytostom einschiebt.

Die Geißeln.

Oxyrrhis hat 2 Geißeln, 1 lange und 1 kurze. Die erstere entspringt an der Basis des lappenförmigen Gebildes und ist durchschnittlich $1^1/_2$ mal so lang wie der Körper. Die letztere nimmt ihren Ursprung der ersteren gegenüber in der Tiefe der seitlichen Ausbuchtung des Cytostoms und ist ein wenig länger als der Körper (etwa $1^1/_5$ mal so lang). Sie erreicht nicht die Breite des großen Flagellums. Die Geißeln stellen etwas abgeplattete, sich nach der Spitze zu allmählich verjüngende Fäden dar. Sie bestehen aus einem gleichmäßig starken, stumpf endenden Achsenstrang und einer plasmatischen Hülle, die jedoch nicht bis unmittelbar an das Ende der Geißel reicht, sondern eine kleine Strecke vor demselben aufhört. Der Achsenfaden wird in seiner letzten Strecke frei. Dieser kurze Abschnitt verquillt ziemlich leicht. An der Basis des Achsenfadens befindet sich eine kleine, punktförmige Anschwellung, die durch ein feines Fädchen mit einem Basalkorn verbunden ist (Fig. 21). Beide Geißeln liegen nur eine ganz kurze Strecke im Protoplasmakörper. Sie werden, das gilt namentlich für das größere Flagellum, schon bei leichteren Insulten von den Tieren abgeworfen. Sie führen dann noch einige zuckende Bewegungen aus und verquellen sehr bald unter terminaler Bläschenbildung an beiden Enden. Man kann sich hierbei häufig von der Anwesenheit des Achsenfadens überzeugen, der nicht im Centrum der plasmatischen Hülle liegt, sondern dessen Rand einnimmt (cf. Awerinzew Fig. 4 von *Chilomonas paramaecium*). An seiner Basis findet man gewöhnlich auch noch das mit abgeworfene Basalkorn. Der Bau der Geißeln gleicht denen von *Trichomastix lacertae* nach Prowazek und denen von *Chilomonas paramaecium* nach der Schilderung von Awerinzew. Der Achsenfaden dürfte als stützendes Gebilde anzusehen sein, während das umgebende Protoplasma das aktiv tätige Element darstellt, dessen contractive Bewegungen von dem vollkommen elastischen Achsenfaden in bestimmtem Sinne geordnet werden (cf. Awerinzew, Gurwitsch, Hartmann, Plenge, Koltzow, Prowazek, Pütter, Schuberg).

Beim Schwimmen hält der Flagellat die Geißeln in der Schwimmrichtung nach hinten gestreckt. Der geißeltragende, im allgemeinen bei den Flagellaten als Vorderende bezeichnete Körperteil wird zum Hinterende. Der Körper des Tieres dreht sich unter der schlängelnden Tätigkeit der Flagellen um seine Längsachse. Zuweilen unterbleibt diese Rotation. Bei Bewegungsänderungen funktionieren die großen Flagellen als Steuer. Bei Tieren, die durch irgend ein Hindernis in der Fortbewegung gehindert sind, führt die große Geißel in ihrer ganzen Länge, peitschenartige Schlagbewegungen aus, während an dem kleinen Flagellum sehr rasche Schlängelungen vor sich gehen. Die Erscheinung, daß die Flagellen bei der Fortbewegung nach hinten gehalten werden, findet sich auch noch bei Choanoflagellaten z. B. *Codonosiga* (cf. Lang). Mitunter stellt der Flagellat die Geißelbewegungen ein; das große Flagellum krümmt sich in charakteristischer Weise, indem es sich um das lappenförmige Gebilde herumlegt und sich in das Cytostom einsenkt, um in dessen Tiefe umzubiegen und mit dem Ende aus dem Cytostom hinauszureichen (cf. Blochmann Fig. 15).

Der Kern.

Der Kern (Fig. 1—16) liegt in der Mitte des Tieres oder an verschiedenen Stellen im Hinderende. Er ist ein typischer Centronucleus und stellt ein bläschenförmiges, rundliches, leicht ovales Gebilde dar, das gegen die Umgebung durch eine deutlich doppelt konturierte, stärker lichtbrechende Membran abgeschlossen ist, die von dem feinen alveolar gebauten Liningerüst des Kernes gebildet wird und infolge ihrer Chromatinarmut sich in gefärbten Präparaten kaum mit Kernfarbstoffen tingiert. Dem Liningerüst sind kleine rundliche Chromatinpartikel eingestreut, deren Menge sich im wesentlichen nach der Größe des Kernes richtet. Im Zentrum des Kernes, häufig auch in verschiedenem Maße exzentrisch verlagert, mehrfach der Kernmembran angelehnt (cf. Schaudinn), befindet sich das rundliche Caryosom. Dasselbe imponiert am lebenden, leicht gepreßten Tier als stärker lichtbrechender Fleck. In gefärbten Präparaten vermag man eine periphere, sich mit Kernfarbstoffen intensiv imprägnierende Hülle, im Innern einen kleinen dunkel gefärbten Innenkörper (Centriol) festzustellen.

Zuweilen kann man beobachten, daß der Nucleus seine normale Gestalt aufgibt und gleichsam einen Ausläufer ins Plasma entsendet. Man gewinnt den Eindruck, daß Kernteile abgestoßen

werden sollen. Über die Bedingungen, unter denen diese Verhältnisse auftreten, vermag ich nichts anzugeben, da ich beim Studium lediglich auf fertige Präparate angewiesen war und an dem lebenden mir zur Verfügung stehenden Material nichts dergleichen beobachtet werden konnte.

Teilung des Kernes.

Der Teilung des Kernes Fig. 4—12 gehen Veränderungen am Caryosom voraus. Dasselbe funktioniert als Teilungsorgan. Der Innenkörper (Centriol) des Caryosoms spaltet sich, seine Teilstücke rücken, indem sich zwischen ihnen ein feiner Faden auszieht, auseinander, während gleichzeitig das Caryosom eine ovale Gestalt annimmt. Es streckt sich mehr und mehr in die Länge und geht in eine Hantelform über. In den polaren Auftreibungen derselben liegt je ein Teilprodukt der gespaltenen Innenkörper, deren Verbindungsstrang inzwischen durchgerissen ist. Die Tochtercaryosome streben nunmehr danach, Kugelgestalt anzunehmen. Die sie verbindende Brücke verschmälert sich und wird zu einem dünnen Faden, der schließlich verschwindet.

Während dessen sind auch Veränderungen am Kern vor sich gegangen. Derselbe hat sich entsprechend der Richtung der auseinanderrückenden Teilprodukte des Caryosoms in die Länge gestreckt und vergrößert. Umwandlungen an den Chromatinteilchen kann ich nicht nachweisen. Es tritt eine Trennung des Kernes in zwei annähernd gleich große Teile ein, von denen sich jeder um ein Tochtercaryosom anordnet. Die Kernmembran bleibt während dieser Vorgänge erhalten, sie hebt sich etwas vom Kern ab. Zur Zeit, da der Verbindungsstrang der Caryosome schwindet, verwischen ihre Konturen an der Durchschnürungsstelle des Kernes, um später daselbst zu regenerieren.

Regelmäßig ist die Erscheinung, daß sich die Tochterkerne in entgegengesetzten Richtungen um ihre Achse drehen. Dieser Vorgang ist häufig schon während des Teilungsvorganges zu beobachten.

Der eben geschilderte Teilungsmodus bildet anscheinend die Regel. Mehrfach kann man jedoch auch eine Verdoppelung des Caryosoms beobachten, ohne daß eine Teilung des Kernes damit Hand in Hand geht. Sie schließt sich aber im Laufe der Zeit an, der Kern vergrößert sich und schnürt sich in der geschilderten Weise durch.

Ein wesentlicher Punkt bei der Teilung des Kernes ist die Übermittlung des Caryosoms auf die Tochterkerne. Das Caryosom

ist ein kontinnierliches Gebilde. Es verhält sich im Nucleus wie ein Kern. Wie dieser ist es mit einem Innenkörper (Centriol) ausgerüstet. In seinem Verhalten zeigt es eine Abhängigkeit von der chromatischen Kernzone. Sein Wachstum erfolgt korrespondierend derselben. Seine Durchschnürung kann mit der Kernteilung zeitlich znsammenfallen — es wirkt als Teilungsorgan, als Centralspindel[1]) —, sie kann derselben auch vorauseilen oder, wie ich in einem Falle beobachtete, derselben nachfolgen. [Der Kern war bereits geteilt; an der Verbindnngsstelle der auseinanderweichenden Teile lag das eben in Durchschnürnng begriffene Caryosom.]

Der Teilungsmodus ähnelt dem von *Euglena viridis* nach den Angaben Keuten's. Allerdings kommt es da zur Längsspaltung der parallel sich znr Spindel anordnenden Chromatinstränge. Prowazek konnte sich von deren Längsspaltung nicht überzeugen.

Ähnliche Prinzipien der Teilung findet man bei Amöben (*Amoeba polypodia*, *crystalligera*, *limax*), Heliozoen (Teilung des Kernes bei der Knospung von *Acanthocystis*), Coccidien (z. B. *Coccidium schubergi*) sowie bei den Trypanosomen und Halteridien.

Der Kernteilung schließt sich die Körperteilung an (Fig. 8—10). Die Teilungsachse steht im Gegensatz zu der der anderen Flagellaten quer oder fast quer zur Längsachse des Tieres.

Nachdem die Tochterkerne auseinandergerückt sind und die für sie typische Drehung um ihre Achse zu vollführen beginnen, zeigt sich an der dem Höcker gegenüberliegenden Seite eine Einbuchtung. Indem dieselbe tiefer einschneidet, beginnt sich auch an der gegenüberliegenden Stelle, ein wenig mehr nach dem Vorderende zu, eine Einsenkung der Körperwand auszubilden. Es entsteht schließlich eine ringförmige, immer tiefer einschneidende Furche, die das Tier in zwei annähernd gleich oder etwas verschieden große Stücke trennt. Man erhält ein ähnliches Bild, wie es Blochmann in Fig. 17 gegeben hat. Über das Verhalten der Geißeln bei der Teilung habe ich leider bisher nicht ins klare kommen können. Ich habe wiederholt ungeteilte Oxyrrhen mit 4 Flagellen, 2 kurzen

---

[1]) Der Ausdruck „Centralspindel" ist von der Metazoenteilung übernommen. Er diente ursprünglich zur Bezeichnung der bei der Teilung der Centrosomen auftretenden, durch Fasern ausgezeichneten Figur, die bei der Kernteilung eine Rolle spielt. Er wurde dann auf die Protozoenkernteilung übertragen, indem man das Hauptgewicht weniger auf eine Faserung, sondern in erster Linie auf ein bei der Teilung wichtiges Strukturelement legte, das ununterbrochen durch die ganze Länge der mitotischen Figur zieht und senkrecht zur Spaltungsebene des Kernes steht (vgl. Gurwitsch).

und 2 langen gefunden. Die langen Geißeln entsprangen, ebenso wie die kurzen, dicht nebeneinander. Es scheint mir, daß zuerst eine Verdoppelung der Flagellen erfolgt und sich die Kern- und Zellteilung anschließt. Die neben den alten neugebildeten Geißeln würden dann nach hinten rücken und dem Teilprodukt überantwortet werden. Man findet Zellteilungsstadien, bei denen jeder der beiden zusammenhängenden Tochterindividuen je 2 Geißeln besitzt (cf. BLOCHMANN Fig. 17).

Nahrungsaufnahme von *Oxyrrhis*.

RHUMBLER hat darauf hingewiesen, daß Amöben (*Amoeba verrucosa*) imstande sind, Algenfäden, die die Länge der Amöbe übertreffen, als Nahrung aufzunehmen. Die Amöbe knäult den Faden in sich auf, um ihn dann zu verarbeiten. Dieselbe Erscheinung fand ich auch bei *Oxyrrhis* in Präparaten SCHAUDINN's. Fig. 16—19 zeigt diese Bilder. Beim lebenden Tier habe ich den Vorgang leider nicht verfolgen können, so daß ich über die Art und Weise, in der die Aufrollung bewerkstelligt wird, nichts aussagen kann. Der Algenfaden färbt sich in den Präparaten nicht mit Hämatoxylin, dagegen nimmt er innerhalb des Flagellaten zu Beginn der Verdauung den Farbstoff intensiv auf (Einwirkung der Verdauungssäfte). Der aufgeknäulte Faden kommt in eine Vakuole zu liegen, in der er verarbeitet wird. Bei fortschreitender Verdauung wird er in einzelne kleine Stücke zerlegt und blaßt mehr und mehr ab, um sich endlich gar nicht mehr zu färben. Die je nach dem Inhalte sehr verschieden großen Vacuolen können an allen Stellen des Flagellaten liegen. BLOCHMANN beobachtete das Ausstoßen von Excretballen aus dem erwähnten Fortsatz.

Das Nahrungsbedürfnis der *Oxyrrhis* ist zuzeiten ganz außerordentlich groß. Ich habe in SCHAUDINN'schen Präparaten Tiere gefunden, die mit zum Teil unverdauten Algenfäden voll gepfropft waren und im Begriff standen, einen neuen Faden einzubeziehen.

Oxyrrhis nimmt infolge der bei ihm sich findenden Querteilung eine Sonderstellung gegenüber den anderen Flagellaten ein. Querteilung wurde nur noch bei *Codosiga* festgestellt.

Über die Reduktionskörper bei *Actinophrys sol*. EHRBG.

SCHAUDINN hat in einer kurzen, in den Sitzungsberichten der königl. preuß. Akademie der Wissenschaften veröffentlichten Arbeit:

„Über die Copulationen von *Actinophrys sol.* Ehrbg." berichtet. Seinen Angaben möchte ich hinzufügen, daß anch bei diesem Heliozoon zwei Rednktionsteilnngen erfolgen (Fig. 22—32).

Der Kern von *Actinophrys sol.* stellt, wie Schaudinn angibt, ein rundliches Bläschen dar, das gegen die Umgebnng durch eine deutliche, doppelt kontnrierte Kernmembran abgegrenzt ist. Sein Inneres wird durch ein feines Lininalveolarwerk eingenommen, dem kleine Chromatinpartikelchen eingestreut sind. Peripher befindet sich, an die doppelt kontnrierte Membran anstoßend, eine einschichtige Lage annähernd gleich großer, rundlicher bis polymorpher voneinander gesonderter Chromatinbrocken (Fig. 22) („Binnenkörper"). Über Chromidien kann ich auf Grnnd der mir znr Verfügnng stehenden Präparate nichts aussagen. Ebenso kann ich nicht entscheiden, ob eine Heterokopulation oder Antogamie hier vorkommt Viele Bilder sprechen für eine Autogamie.

Vor der Copnlation schreiten die Kerne der beiden in einer gemeinsamen Hülle liegenden Individuen zur ersten Reduktionsteilung, die in beiden Tieren gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeitpunkten erfolgt. Die peripheren Chromatinpartikel vereinigen sich nnd verteilen ihre färbbare Substanz anf dem Kerngerüst, während der Umfang des Nucleus znnimmt (Fig. 23, 26—30). Schließlich entsteht ein Knäuelstadinm, ans dem sich mit der Zeit kleinere nnd größere gesonderte Chromatinstränge abheben (Fig. 26, 28, 29, 30), deren Zahl ich nicht feststellen kann. Inwieweit sie als Chromosome anzusehen sind, lasse ich dahingestellt. Sie vereinigen sich schließlich zu einer körnigen Masse (Fig. 26—28), in der man bestimmt gesonderte Elemente (Chromosomen) nicht mehr nachweisen kann (Fig. 28). Zn dieser Zeit streckt sich der Kern mehr in die Länge. Man erhält ein Bild, wie es in Fig. 28 wiedergegeben ist. Es dürfte sich um die Vorbereitung zur ersten Reduktionsteilung handeln. Das nächste von mir beobachtete Stadium ist in Fig. 27 u. 30 wiedergegeben. In dem einen Individnum ist die erste Reduktionsteilung vor sich gegangen. Man sieht den ersten Rednktionskern, dessen Chromatin zu einem intensiv sich färbenden Kügelchen vereinigt ist. Dasselbe ist nmschlossen von einem hellen, dnrch eine deutliche Membran abgegrenzten Hof. Auch das Chromatin des Kernes ist — allerdings viel lockerer — central angeordnet. Er wächst durch Flüssigkeitsaufnahme, während der Reduktionskern schrnmpft. Das Chromatin verteilt sich allmählich auf dem Liningerüst. Es folgt das Stadinm der Fig. 29 u. 31. Man findet an Stelle des Kernes je eine Rednktionsspindel in verschiedener Ans-

bildnng. Neben denselben liegt der erste abgeblaßte Reduktionskörper (Fig. 29 u. 30). Betreffs der Ausbildnng der Reduktionsspindeln verweise ich anf SCHAUDINN.

Niemals konnte ich in einer Zelle beide Reduktionskörper finden. Das rasche Abblassen derselben dürfte hierfür verantwortlich sein. Das in Fig. 32 und in Fig. 4 von SCHAUDINN gezeichnete Stadinm stellt die Kerne nach der zweiten Reduktionsteilnng vor. Die Plasmakörper sind in der Verschmelzung begriffen. Es schließt sich die Kernvereinigung an, über die SCHAUDINN berichtet; ich habe seinen Angaben nichts hinzuzufügen.

Über die Herkunft des Centralkorns bei *Acanthocystis*.

SCHAUDINN hat bei *Acanthocystis* die nucleäre Herkunft des Centralkorns der Heliozoen klargelegt. Bei Durchmusterung von Knospungsstadien der *Acanthocystis aculeata* findet man Formen, bei denen im Kern nur das Caryosom liegt (Fig. 33, 34).. Man kann die Teilung desselben verfolgen. Es nimmt ovale Gestalt an und schnürt einen kleineren Kern ab, der sich noch einige Zeit neben dem Caryosom hält, um dann, wie SCHAUDINN nachwies, durch Wegwandern des Kernes ins Plasma zu rücken und zum Centralkorn zu werden (Fig. 34—36). Dasselbe ist caryosomialen Ursprunges. Nach seiner Bildung liegen zwei gesonderte Kerne in der Zelle, von denen jeder seinen Binnenkörper besitzt und sich teilen kann. (Fig. 37 stellt das Centralkorn mit dem

Bemerknng über die Zweikernigkeit der Protozoen.

SIEDLECKI wendet sich in seiner Arbeit: „Über die Bedeutung des Caryosoms“ gegen die Zweikernigkeit der Protozoen. Sein Hauptargnment gegen dieselbe erblickt er in der Tatsache der innigen Wechselbeziehungen zwischen Kern nnd Caryosom bei vegetativen Lebensprozessen. Er kommt zum Schluß, daß das caryosomähnliche Gebilde einen Vorrat oder eine Ergänzung des ganzen Kernapparates darstellt nnd wir infolgedessen in der Protozoenzelle immer nur einen einzigen und einheitlichen Kernapparat vor nns haben.

SIEDLECKI sieht nnr die eine Seite der Bedeutung des Caryosoms: seine Aufgabe, als regulatorisches Centrum des Kernes zu dienen. Eben diese Aufgabe des Caryosoms, auf die v. PROWAZEK in seiner Mitteilnng über „Die Sexnalität bei den Protozoen“, LÉGER und MOROFF bei ihren Stndien an *Aggregata eberthi* nnd FRENZEL, PROWAZEK bei *Plasmodiophora*, *Entosiphon*, VAHLKAMPF bei *Amoeba*

limax, *Calcituba* (Schaudinn), *Actinosphaerium* (Hertwig), *Ophryocystis* (Léger), *Adelea zonula* (Moroff), Keysselitz bei den *Myxobolen* hingewiesen haben, spricht aber nicht gegen den Kerndualismus. Es beweist, daß im Kern ein mit bestimmten Aufgaben ausgestattetes Centrum sich findet. Auf die Bedeutung des Caryosoms, als Teilungsorgan des Kernes in seiner Gesamtheit oder in seinen Teilen zu funktionieren, mit den Bewegungen in Beziehung stehende und den Plasmaleib stützende Organellen zu liefern (vgl. später), geht Siedlecki nicht ein. Er stellt auch für das Caryosom bei *Caryothropha mesnili* die Kontinuierlichkeit fest.

Die Zweikernigkeit der Protozoenzellen, die sich auch bei Trypanosomen und Halteridien findet, geht auf den Kerndualismus zurück. Derselbe findet seinen primitiven Ausdruck in der Ineinanderschachtelung zweier Kerne (Kern und Caryosom). Der Kern birgt in seinem Innern einen anderen Kern, der wie er mit einem Innenkörper ausgestattet ist. Bei den genannten Formen ist das Teilprodukt des einen Kernes, des Caryosoms, aus dem Kern herausgerückt und stellt einen selbständigen Kern dar. Derselbe ist ein besonders spezialisiertes, mit bestimmten Aufgaben ausgestattetes Gebilde hinfälliger Natur. Er steht in dieser Beziehung im Gegensatz zu dem anderen Kern, der omnipotent ist und jederzeit den lokomotorischen Kern, das Centralkorn oder den Blepharoplasten aus seinem Caryosom hervorgehen lassen kann.

Mit dieser Differenzierung hat die Zweikernigkeit der Infusorien nichts zu tun. Es liegen keine vergleichbaren Zustände vor. Der Macronucleus stammt nicht vom Caryosom ab. Das besondere Merkmal bei den Infusorien ist die Sonderung in einen Geschlechtskern und einen somatischen Kern. Die Differenzierung hat vor allen Dingen eine geschlechtliche Bedeutung. Die Sonderung in zwei differente Kerne bei Heliozoen, Trypanosomen und Halteridien dagegen besteht in der Bildung eines vom Caryosom abstammenden Teiles, der die mit der Lokomotion in Beziehung stehenden und Stützfasern des Zelleibes liefernden Centren zu bilden. Die Tatsache, daß die Blepharoplasten bei der Copulation eine Rolle spielen, berührt die obige Darstellungsweise deshalb nicht, weil das Resultat der Befruchtung schließlich ein mit einem Amphinucleus (Syncaryon) ausgestattetes Plasmaklümpchen ist. Dieses als Ookinet bezeichnete Stadium ist der Ausgangspunkt für meine Darlegungen. Ein gemeinsamer Grundzug würde darin liegen, daß stets nur der eine Kern, der Micronucleus bei Infusorien, der große Kern bei Trypanosomen und Halteridien omnipotent ist.

Der Kerndualismus bei den Infusorien ist in der Sonderung der beiden Kerne in chromatische Kernzone und Caryosom (Binnenkörper) zu suchen.

Bemerkungen zur Genese der Axopodien.

Die Axopodien der Heliozoen sind verschiedenfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Bei einigen Heliozoen hat man sie bis an den Kern heran verfolgen können (*Actinophrys sol.*, *Camptonema nutans*). Bei anderen beobachtete man, daß sie sich in einem im Centrum des Tieres gelegenen Korn vereinigen (*Acanthocystis*, *Raphidiophrys*, *Actinolophus*, *Heterophrys*, *Sphaerastrum*).

Sie stellen stark lichtbrechende, sich peripher verjüngende Fäden dar, die sich mit Chromatinfarbstoffen intensiv tingieren (Grenacher's Hämatoxylin, Thionin, Eisenhämatoxylin).

Bei *Camptonema nutans* stellte Schaudinn fest, daß je ein Achsenfaden nach je einem Kern hinzieht und auf demselben mit einer kappenförmigen Verbreitung endet. Die Kappe tingiert sich mit Hämatoxylin in demselben Tone wie das Axopodium. Die Verbindung mit dem Kern hat Ähnlichkeit mit den von Plenge gefundenen Strukturen an der Geißelbasis der Schwärmsporen der Myzetozoen.

Bei *Actinophrys* konnte Schaudinn die Achsenfäden bis zur Oberfläche des Kernes verfolgen, wo sie der Membran mit einer kleinen fußplattartigen Verbreiterung aufsitzen.[1] Man kann sie mit der Heidenhain'schen Hämatoxylinfärbung schön distinkt schwarz färben. Zuweilen beginnen die Achsenfäden erst in einiger Entfernung des Kernes.

Eine Eigentümlichkeit von *Actinophrys sol* besteht in dem peripheren Belag des Kernes mit Chromatinstücken. Diese Configuration ist am schönsten ausgebildet, wenn die zahlreichen Axopodien zu erkennen sind. Wenn dieselben auf längere Zeit verschwinden, so gehen auch Veränderungen an den Chromatinbrocken vonstatten. Sie konfluieren, oder das Chromatin verteilt sich im Kerngerüst. Vor der Kern- und der anschließenden Körperteilung gelangen die Achsenfäden zur Auflösung, um später von neuem angelegt zu werden.

[1] Möbius: Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1899 schreibt: „Die Achsenfäden der Pseudopodien von *Actinophrys sol.* reichen bis zu einem runden Körper im Innern des Nucleolus (Taf. II Fig. 18). — Bei der marinen Form des Sonnentierchens scheint dies deutlicher hervorzutreten als bei der Süßwasserform, wo es nur Greeff gesehen hat, andere Untersucher nicht."

An Schnittpräparaten von *Acanthocystis turfacea* nnd *aculeata* (Fig. 36, 37) findet man im Centrum der Zelle das Centralkorn als rundliches Gebilde, dessen Peripherie sich intensiv mit Chromatinfarbstoffen tingiert. Im Innern gewahrt man einen kleinen rundlichen Binnenkörper, der sich als dunkel gefärbter Fleck abhebt. Das Centralkorn ist umgeben von einem hellen Hof, in dem man bei schwachen Vergrößerungen keine weiteren Strukturen sieht. Auf den hellen Hof folgt eiue kreisförmige Zone radiär gestellter dunkel gefärbter Stäbe, die Fußplatten der radiär ausstrahlenden Achsenfäden. Bei starken Vergrößeruugen vermag man noch feinste Verbindungen der Fußplatten mit dem Centralkorn nachzuweisen.

Welche Genese haben die Achseufäden?

Auf die Beziehungen zwischen Pseudopodien mit Achsenfäden nnd Geißeln ist vielfach schon hingewiesen worden.

Prowazek hat kürzlich auf die caryosomiale Herkunft der Geißeln bei *Bodo lacertae*, *Trichomastix lacertae*, *Mastigamoeba sp.*, *Cercomonas longicauda*, Awerinzew bei *Chilomonas paramaecium* aufmerksam gemacht. Schaudinn und Prowazek, dann Robertson verfolgten die Genese der Flagellen bei Halteridien und Trypanosomen nnd stellen deren caryosomiale Herknnft fest. Der Blepharoplast, ein Teilprodnkt des Caryosoms, teilt sich heteropol und ans dem neuen kleineren Kern geht das Flagellum bei der Teilung durch Verdickung der Centralspindel hervor. Die Geißel beginnt dementsprechend nicht direkt vom Blepharoplasten, sondern eine kleine Strecke von demselben entfernt, sie bleibt durch ein feines Fädchen mit demselben verbunden. Ihr Anfangsteil zeigt eine kolbige Auftreibnng, der Rest des Kernes, aus dem sie entstanden ist.

Anch die Achsenfäden der Heliozoen dürften Kernderivate darstellen und nicht plasmatischen Ursprungs sein, wenigstens lassen sich die morphologischen Befunde in diesem Sinne deuten.

Bei *Camptonema nutans* liegt lediglich eine Verbindnng der Axopodien mit dem Kern vor. Inwieweit die basale Verdichtung des Fadens caryosomalen Ursprungs ist, läßt sich nicht sagen.

Bei *Actinophrys* fällt, wie schon erwähnt, der Belag mit annähernd gleich großen Binnenkörpern unter der Membran anf. Beim Stndium der Präparate findet man, daß die Axopodien mit ihren Fnßplatten in der Regel in unmittelbarer Nähe der Chromatinteile liegen. Man kann dieselben als Bildungscentren der Axopodien ansehen. Ihre Veränderung bei Rückbildung derselben, deren Verschwinden bei der Kernteilung würde dafür sprechen. Inwieweit

diese peripheren Chromatinelemente von einem Caryosom abstammen, läßt sich nicht nachweisen. Es läßt sich nur feststellen, daß sie dem Kern als besondere Gebilde eingelagert sind. Bei Degenerationsprozessen bekunden sie eine gewisse Unabhängigkeit von ihm. Man kann nämlich bei encystierten, vor der Reduction stehenden Individuen bemerken, daß sie sich nicht auf dem Kerngerüst verteilen, sondern sich mit der Zeit zu besonderen rundlichen Chromatinbrocken zusammenlegen, während der Kern, wie das vor der Reduktion die Regel ist, an Volumen zunimmt (Fig. 23—25).

Das Centralkorn ist, vor allem auch wegen seines kernendogenen Ursprungs, mit dem Blepharoplasten zu vergleichen. Die Achsenfäden dürften in derselben Weise wie die Flagellen der Trypanosomen entstanden sein. Die Fußplatte entspricht den durch heteropole Teilung abgespaltenen, die Geißel liefernden Kerne. Nur ist bei den Heliozoen entsprechend der großen Zahl der Achsenfäden eine multiple Teilung des Centralkorns anzunehmen. Ähnlich liegen vermutlich auch die Verhältnisse bei *Dimorpha*. Bei *Trypanoplasma* und *Herpetomonas* wäre entsprechend der Zweizahl der Geißeln eine doppelt heteropole Teilung des Blepharoplasten anzunehmen.

Welche Bedeutung kommt dem Caryosom zu?

Diese Frage hängt mit dem Kerndualismus zusammen, der als eine bei den Protozoen durchgängige Erscheinung angesehen werden dürfte und in der Ineinanderschachtelung zweier Kerne seinen primitiven morphologischen Ausdruck findet. Der Kern scheidet sich in eine chromatische Kernzone und das Caryosom, das selbst wieder als zweiter Kern seinen eigenen Innenkörper (Centriol) besitzt.

Seine Aufgabe liegt vor allem in der Bildung des Teilungsorgans der Zelle und in der Bildung der mit der Bewegung in Beziehung stehenden und stützende Funktionen ausführenden Organellen. „Im Sinne der Morphe ist demnach die Substanz des Innenkörpers Träger des formengebenden Prinzips“ (Prowazek).

Das Caryosom kann in seiner Gesamtheit als Teilungsorgan funktionieren oder von ihm abgespaltene Teile übernehmen diese Aufgabe.

Ersteres findet sich bei Amöben (*Amoeba polypodia, crystalligera, limax, Entamoeba buccalis, Mastigamoeba sp.*), bei Knospungsvorgängen der Heliozoen (Acanthocystiden), den Eugleninen, Monasarten, Bodonaceen, Coccidien mit Ausnahmen, Trypanosomen, Halteridien und *Entosiphon* (Umwandlung des Caryosoms in eine durch faserige Strukturen ausgezeichnete Spindel) verwirklicht. Letzteres ist der Fall bei Heliozoen. Das vom Caryosom

abstammende Centralkorn bildet bei der gewöhnlichen zweiten Teilung den Teilungsapparat, bei *Trypanosoma rotatorium* übernimmt der Blepharoplast diese Funktion (Franca und Athias), bei *Plasmadiophora* — die Centriolen entstammen dem Caryosom — bei Myxobolen — das vom Caryosom abgespaltene Secundärcaryosom läßt die Centriolen hervorgehen. Vielleicht gehört anch das Entosom von *Polytoma* hierher.

Es wäre festzustellen, inwieweit das Nucleolocentrosom bei *Adelea zonula* caryosomialer Herkunft ist und welche Bedeutung das grain caryosomien der Gregarinen besitzt. (Stammt es vom Caryosom ab und liefert es die Centrosomen?) Vielleicht entstammt das Centrosoma bei *Aggregata eberthi* (vgl. Léger und Duboscq) sowie bei *Aggregata frenzeli* (vgl. Moroff) dem Caryosom. Jedenfalls aber ist es kernendogenen Ursprungs.

Die Herkunft der mit der Lokomotion in Beziehung stehenden Organellen vom Caryosom.

A. Die Geißel hängt direkt mit dem Kern zusammen.

Prowazek konnte bei *Mastigamoeba sp.* und bei *Cercomonas longicauda* eine Verbindung der bis an die Kernmembran herangehenden Geißel mit dem Innenkörper nachweisen. Diese Verbindung wäre als Rest einer Centralspindel zu betrachten. Plenge fand bei den Schwärmzellen der Mycetozoen, Hamburger bei *Dunaliella salina* Verbindungen zwischen Flagellen und Kern, ebenso Goldschmidt bei *Mastigella vitrea* und *Mastigina setosa.*

B. Die Geißel entspringt von einem oder mehreren aus dem Caryosom herstammenden Centren, die vom Hauptkern unabhängig sind, sich selbständig teilen können, aber hinfällige, sich nicht im Lebensprozeß der Protozoen danernd erhaltene Gebilde darstellen. Sie können von dem Hanptkern nen gebildet werden.

Auf die caryosomiale Herkunft der geißelbildenden Blepharoplasten bei Halteridien und Trypanosomen ist schon aufmerksam gemacht worden. Die Verbindungsfäden wären als Reste der Centralspindel zu betrachten. Auf die engen Beziehungen zwischen Caryosom nnd Blepharoplast bei *Herpetomonas*, *Trypanoplasma* nnd *Calonympha grassi* weisen Prowazek, Keysselitz nnd Foà hin. Die Abstammung des Geißelsäckchens von *Bodo sp.* (Prowazek) ist nicht bekannt.

Die Genese der Basalkörner bei *Bodo lacertae* aus dem Caryosom deutet der vom Caryosom ausgehende, nach der Geißelbasis ziehende

Stab an. Das gleiche Strukturelement findet sich bei *Chilomonas paramaecium* (das von Awerinzew als Kern angesehene Gebilde ist das Caryosom) sowie bei *Trichomonas lacertae* und läßt auf dieselbe Genese der geißelbildenden Centren schließen. Bei *Entosiphon sulcatum* (Prowazek), *Polytoma uvella* (Dangeard), *Chlamydomonas pulvisculus* (Maier), Monasarten (Prowazek), der marinen *Bicosoeca* (Prowazek), *Cloropeltis ovum* (Plenge), *Trachelomonas*-Arten (Plenge) zieht eine Fibrille vom Kern nach dem Basalapparat, ebenso bei *Devescovina striata*. Bei *Joenia annectens* verläuft nach der Basis der Flagellen vom Kern aus eine starke Fibrille. Bei anderen Flagellaten fehlen Verbindungen zwischen Kern bzw. Caryosom und den basalen Strukturen der Geißeln. Der im Prinzip immer gleiche Charakter der die Geißel bildenden Centren — man hat Basalorganoide bei genaueren Untersuchungen stets finden können (vgl. auch Gurwitsch) — läßt auf eine gleiche Genese schließen. Es ist wahrscheinlich, daß auch sie kernendogenen Ursprungs sind.

Auf die Herkunft von Stützfasern (Myoneme) der Zelle vom Kern, insbesondere vom Caryosom weisen Schaudinn bei Halteridien und Prowazek bei *Herpetomonas* und *Trypanosoma*, Keysselitz bei *Trypanoplasma* hin. Betreffs ihrer Bildung muß auf die Originalarbeiten verwiesen werden.

Prowazek deckte die nahen Beziehungen des Achsenstabes zum Kern bei *Trichomastix lacertae* auf. Der Achsenstab funktioniert bei der Teilung als Teilungsorgan. Die beiden Achsenstäbe von *Octomitus intestinalis* Pr., die gleichen Bildungen bei *Megastoma* zeigen dieselben färberischen Eigenschaften wie die Innenkörper der Kerne. Der starke, vom Innenkörper nach den Basalorganen hinziehende, als Stütze des Zelleibes dienende Stab bei *Bodo lacertae* läßt sich vielleicht mit den genannten Achsenstäben vergleichen. Er würde dann einen näheren Rückschluß auf deren Genese zulassen. Auch die vom Kern ausgehende fibrilläre Struktur von *Devescovina striata* läßt sich vielleicht mit den Achsenstäben in Parallele bringen.

An dieser Stelle sind auch die fibrillären Strukturen von *Calonympha grassi* (Foà) zu erwähnen. Sie hängen mit dem Kern zusammen. Inwieweit sie caryosomialer Natur sind, muß dahingestellt bleiben.

Interessante fibrilläre Strukturen finden sich bei *Joenia annectens* (Foà). Vom Kern aus geht nach dem Hinterende des Tieres ein breiter, sich verjüngender Apparat des „mestolo“, während sich nach vorn eine starke Fibrille „regolo“ erstreckt. Foà erbrachte den Nachweis, daß der „mestolo“ bei der Teilung des Kernes zum Teil

aus der Spindel, deren Herkunft unbekannt ist, hervorgeht. Es ergeben sich Beziehungen zu dem Achsenstab von *Trichomastix*.

Es ist also bei einer Anzahl von Protisten der kernendogene Ursprung von Basalorganellen, Flagellen und fibrillären Stützfasern nachgewiesen worden. Bei einigen Tieren deuten die morphologischen Verhältnisse auf einen derartigen Ursprung hin. Bei anderen, namentlich den Infusorien, fehlen zurzeit noch die Grundlagen zur einwandfreien Beurteilung ihrer Genese. Es handelt sich überall um Elemente, die sich nicht dauernd erhalten. Sie sind keine kontinuierlichen Gebilde. Dagegen kommt dem Organoid, von dem sie in einigen Fällen einwandsfrei ableitbar sind, dem Caryosom, Kontinuierlichkeit zu. Es ist als dauernder Zellorganoid überall da, wo man ihm Aufmerksamkeit zuwendete, erkannt worden: Rhizopoden, Coccidien, Gregarinen, Mastigophoren, Myxosporidien.

Auf die Entstehung der Achsenfäden von Spermatozoen aus dem Centriol, das als zweiter Kern angesehen werden dürfte, ist vielfach hingewiesen worden. Neuerdings hat man auch festgestellt, daß ihre Bildung in ganz ähnlicher Weise wie die der Trypanosomengeißeln erfolgt (Centrodesmose bei *Pyrrhocoris* (Gross), *Helix* (Prowazek).

Gurwitsch fand bei seinen Untersuchungen am Tubarepithel von Kaninchen und dem Rachenepithel der Buffolarven, daß die Bildung der Basalkörner vor der der Cilien erfolgt. Die Cilien gehen aus ihnen hervor.

Die Annahme, daß die Basalkörper, die Flagellen mit Einschluß der Cilien, Stützfasern der verschiedenen Art cytoplasmatischer Herkunft sind, ist, soweit ich die Literatur kenne, noch in keinem Fall durch einwandfreie Befunde gestützt worden. Ihren kernendogenen Ursprung dagegen hat man mehrfach verfolgen können.

Literaturverzeichnis.

Blochmann: Bemerkungen über einige Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884.

Dangeard: Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde. Le Botaniste 1901.

Foà: Due Nuovi Flagellati parasiti. 1905.

—: Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. I. Processo di Divisione delle Joenia. 1904.

Franca und Athias: Recherches sur les Trypanosomes des Amphibiens. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana Tome I 1907.

Goldschmidt: Lebensgeschichte der Mastigamöben. Arch. f. Protistenk. Suppl. I 1907.

Gross: Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb. 1906.
Gurwitsch: Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.
Hamburger: Zur Kenntnis der Dnnaliella salina und einer Amöbe ans dem Salinenwasser von Cagliari. Arch. f. Protistenk. 1905.
Koltzoff: Studien über die Gestalt der Zelle. I. Arch. f. mikr. Anat. Vol. LXVII 1906.
Léger et Duboscq: L'évolntion nncléaire du schizonte de l'Aggregata eberthi. Grenoble 1907.
Maier: Über den feineren Bau des Wimperapparates der Infusorien. Arch. f. Protistenk. 1903.
Moroff: Bemerkungen über den Kern der Aggregata Frenzel. Zool. Anz. Vol. 31 1906.
Plenge: Über die Verbindnngen zwischen Geißel nnd Kern. Inaug.-Diss. Heidelberg 1899.
v. Prowazek: Sexualität der Protozoen. Arch. f. Protistenk. 1907.
—: Stndien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesnndheitsamt Bd. XXII 1905.
—: Untersnchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt 1904.
—: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. 1903.
Siedlecki: Über die Bedeutung des Caryosoms. Extrait du Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie 1905.
Schaudinn: Über das Centralkorn der Heliozoen. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1896.
—: Über die Copnlation von Actinophrys sol. Ehrbg. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Acad. d. Wiss. Berlin 1896.

Tafelerklärung.

Tafel XIX.

Fig. 1—21. *Oxyrrhis marina.*

Fig. 1—3. Kern nnd Caryosom bei *Oxyrrhis.*.

Fig. 4. Teilnng des Caryosoms bei *Oxyrrhis.*

Fig. 5—9. Kernteilung.

Fig. 10. Kerne nach der Teilnng, Beginn der Qnerspaltnng des Flagellaten.

Fig. 11—13. Verdoppelung des Caryosoms.

Fig. 14—15. Veränderungen an der chromatischen Kernzone (Abstoßung von Kernsnbstanz).

Fig. 16. Nahrungsanfnahme.

Fig. 17—19. *Oxyrrhis* mit Nahrnngspartikeln im Körper.

Fig. 20. *Oxyrrhis* von der Seite (nach dem Leben).

Fig. 21. *Oxyrrhis* kombiniert nach dem konservierten nnd gefärbten Präparat und nach dem Leben.

Tafel XX.

Fig. 22—32. *Actinophrys sol.* Ehrbg.

Fig. 22. *Actinophrys sol.* Ehrbg.

Fig. 23. Zwei encystierte Individnen. Die peripheren Chromatinbrocken vereinigen sich.

Fig. 24—25. Degenerationsstadien der Kerne. Zusammenballung der peripheren Chromatinbrocken.

Fig. 26. Kerne vor der ersten Reduktionsteilung.

Fig. 27. Links Kern vor der ersten Reduktionsteilung, rechts Kern nach der Reduktionsteilung.

Fig. 28. Links Kern vor der Reduktionsteilung, rechts Kern in Umwandlung zur ersten Reduktionsspindel.

Fig. 29. Links Kern vor der ersten Reduktionsteilung, rechts zweite Reduktionsspindel, daneben ein Reduktionskörper.

Fig. 30. Links Kern kurz nach der ersten (zweiten?) Reduktionsteilung, rechts Kern vor der ersten Reduktionsteilung.

Fig. 31. Links zwei Reduktionsspindeln, daneben ein Reduktionskörper, rechts Kern nach der ersten oder zweiten Teilung.

Fig. 32. Kerne nach der zweiten Reduktionsteilung, daneben der zweite Reduktionskörper. Verschmelzung der Individuen.

Tafel XXI.

Fig. 33. Knospenstadium von *Acanthocystis aculeata*.

Fig. 34. Knospenstadium von *Acanthocystis aculeata* (Caryosom in Teilung).

Fig. 35. Knospenstadium von *Acanthocystis aculeata* nach Bildung des vom Caryosom abstammenden, neben ihm liegenden Centralkorns.

Fig. 36. *Acanthocystis aculeata*.

Fig. 37. Centralkorn von *Acanthocystis aculeata*.

Fig. 38. Ookinet von *Halteridium* (nach Schaudinn).

Fig. 39. Entwicklung des Trypanosomenstadiums aus dem Ookineten (nach Schaudinn).

Fig. 40. Knospenstadium von *Acanthocystis*.

Fig. 41. Differenzierung des Centralkorns der Achsenfäden von *Acanthocystis*.

Fig. 42. *Trypanosoma brucei* (nach Prowazek).

Fig. 43. *Herpetomonas* (nach Prowazek).

Fig. 44. *Bodo lacertae* (nach Prowazek).

Eine kultivierbare Peridinee.

Von

Ernst Küster (Halle a. S.).

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Peridineen lassen sich wohl in Meereswasser bzw. Süßwasser auch im Laboratorium eine Zeitlang lebendig und zur Untersuchung geeignet erhalten; im allgemeinen sind sie aber empfindlicher als die meisten anderen Gruppen von Mikroorganismen, und den Methoden der künstlichen Züchtung sind sie bisher nicht zugänglich gewesen. In den nachfolgenden Zeilen erlaube ich mir über eine marine Peridinee zu berichten, die sich in künstlichen Nährlösungen beliebig lange am Leben erhalten und anscheinend unbegrenzt zur Vermehrung bringen läßt.

Während eines kurzen Sommeraufenthaltes an der Biologischen Station auf Helgoland, der mich mit zahlreichen interressanten marinen Mikroorganismen bekannt machte, fand ich auf Fucaceen (*Fucus serratus, F. vesiculosus*) ein *Gymnodinium*, das ich nunmehr schon länger als ein Jahr beobachte und kultiviere. Der gütigen Vermittlung des Herrn Prof. Kuckuck verdanke ich zahlreiche Fucus-Sendungen aus Helgoland, die mir zeigten, daß zu allen Jahreszeiten in annähernd gleichbleibender Reichlichkeit das mich interessierende *Gymnodinium* auf den Fucusthalli vorkommt. Am einfachsten gewinnt man die Organismen in der Weise, daß man Fucusmaterial im feuchten Raum z. B. unter einer Glasglocke einige Tage oder mehrere Wochen sich selbst überläßt. Übergießt man alsdann

eine Probe des in Zersetzung begriffenen Fucusmaterials mit Meerwasser, so bevölkert sich dieses binnen 24 oder 48 Stunden mit einer Fülle von Mikroorganismen, nnter welchen gewöhnlich ein Gymnodinium nnd eine Ciliate [1]) die am reichlichsten vertretenen sind. Zum Ansetzen dieser Rohkulturen, die ich selbst noch aus 6 Monate altem Fucusmaterial gewinnen konnte, das so lange in meinem Arbeitszimmer gestanden hatte und zu einer papierdünnen, schwarzen, nahezu geruchlosen Masse zusammengesunken war, genügt künstlich angefertigtes Meerwasser vollanf z. B. von folgender Zusammensetzung:

$ClNa$	27 ‰
Cl_2Mg	3 „
$MgSO_4$	2 „
$CaSO_4$	1 „
KCl	0,5 „

Das in der Kulturflüssigkeit reichlich schwärmende *Gymnodinium* läßt sich leicht von den anderen Mikroorganismen trennen — wenigstens von den es begleitenden Algen, Ciliaten und Flagellaten — und in den Kulturen auf seinen Entwicklungsgang beobachten. Die besten Resultate lieferte ein mit künstlichem Meerwasser hergestellter bierbrauner Fucusdekokt, der sich auch zn festen Nährböden verarbeiten läßt. Da das mir vorliegende *Gymnodinium* meines Wissens die erste Peridinee ist, die sich durch sehr viele Zellgenerationen unter den Augen des Beobachters in künstlichen Nährmedien vermehrt, ist es vielleicht nicht überflüssig, über die an ihr beobachteten Erscheinungen mit einigen Worten zu berichten.

Form, Größe und Farbe.

Die mir vorliegende Gymnodinienspezies erinnert in ihren Umrißlinien ein wenig an die von Stein beschriebene Süßwasserform, *G. vorticella*, unterscheidet sich aber von ihr vor allem durch die Lage ihrer Geißelfurchen. Fig. 1 veranschaulicht die Form der von mir isolierten Art, die vielleicht neu ist und die im folgenden provisorisch als *P. fucorum* bezeichnet werden mag. Die Zellen sind durchans asymmetrisch, die Querfurche mäßig steil in Spiralwindnng ansteigend; die Vorderhälfte der Zelle erscheint etwas voluminöser als die hintere, die vordere Hälfte etwas zngespitzt, znweilen auch halb-

[1]) *Cryptochilum nigricans* nach gütiger Bestimmung durch Frl. Cl. Hamburger-Heidelberg.

kugelförmig gerundet. Die in der Längsrichtung der Zelle eingestellte bintere Geißel ist $1^{1}/_{2}$—2 mal so lang wie der ganze Zellenleib, und ist auch ohne Anwendung von Fixiernngs- und Färbungsmitteln leicbt erkennbar, wenn man ruhende oder langsam kreisende Individuen nntersucbt; die seitliche Geißel habe ich fast nur an absterbenden Individuen, an welchen sie scblängelnde Bewegungen ausführte, beobachten können, das deutlicb wahrnehmbare Ende war stets kürzer als der kleinste Zellendurchmesser. — Die Zellen sind stets etwas länger als breit. Sehr wechselnd sind ihre Maße, am häufigsten sind die Zellen 60—65 μ breit nnd 65—75 μ lang; die kleinsten Iudividuen, die ich beobachtete und gemessen babe, waren 28 μ lang, die größten 85 μ lang.

Gymnodinium fucorum entbält keine Chromatophoren und ist farblos, oder ganz scbwach gelblicb getönt.

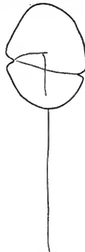


Fig. 1.

Bewegung.

Die Gymnodiuien bewegen sich gradlinig — ein wenig tanmelnd — vorwärts bis sie vor einem sichtbaren (einer Luftblase oder anderem) oder unsichtbaren Hindernis mit einer „Schreckbewegung" zurückfahren, ihre Richtung ändern und wieder eine Strecke weit vorwärts taumeln. Anders geartete Bewegung tritt ein, wenn irgend welche Stoffe taktisch auf die Gymnodinien wirken sowie besonders bei der „Schwarmbildung" (s. u.).

Lebensweise.

Es ist für Gymnodinien tieriscbe Ernährungsweise, d. b. Aufnahme fester Körperchen angegebeu worden. Ich habe niemals beobachten können, daß *G. fucorum* Bacterien, Diatomeen, die in vielen Kulturen sehr zahlreicben winzigen Flagellaten, Karminkörnchen oder andere Fremdkörper in sich aufgenommen hätte, und nebme daher an, daß es nacb Pflanzenart auf rein osmotischem Wege die erforderlicben Substanzen in gelöster Form zu sich nimmt. Wie sogleicb zu erwähnen sein wird, leben und wachsen die Gymuodinien

auch im behäuteten Zustand, der eo ipso tierische Ernährungsweise ausschließt, wochen- und monatelang. Überdies wird später davon zu sprechen sein, daß die Gymnodinien sich auch auf einem von Bacterien und anderen Fremdkörpern völlig freien Nährboden zu Wachstum und Vermehrung bringen lassen.

Encystierung und Teilung.

Bei den Gymnodinien geht der Teilung der Zelle ihre Encystierung voran. Bei *G. fucorum* tritt bei guter Ernährung etwa alle 24 Stunden einmal Encystierung und Teilung ein. Die schwärmenden Individuen kommen allmählich zur Ruhe, indem sie ihre geradlinigen Streifzüge in dem ihnen zur Verfügung stehenden Raum aufgeben und in eine zitternde tänzelnde Bewegung übergehen, die sie wenig oder garnicht von der Stelle bringt. Schließlich bleiben sie irgendwo völlig bewegungslos liegen; aus dieser Ruhe können sie zunächst durch mechanische Reize — z. B. von schwärmenden, an sie anstoßenden Individuen — wieder aufgescheucht werden; sie bewegen sich alsdann eine Zeitlang und kommen bald von neuem zur Ruhe. Die Gymnodinien encystieren sich dann, indem sie eine dünne Haut ausscheiden; Gallertbildung findet in keinerlei Weise statt. Deutliche Zellulosereaktion habe ich an dieser Membran nach Zusatz von Chlorzinkjod niemals beobachten können. Durch plasmolysierende Mittel kann der Plasmaleib stets von der Cystenhaut abgetrennt werden. Die Größe der Teilungscysten ist sehr wechselnd, entsprechend der ungleichen Größe der schwärmenden Individuen; ihre Form ist im Gegensatz zu der der letzteren mehr kugelig als länglich. Als die häufigsten Maße stellte ich Durchmesser von ca. 56—100 μ fest.

Nach einigen Stunden erfolgt die Teilung; Stadien unfertiger Teilung, bei welchen erst eine den Plasmaleib mehr oder minder tief spaltende Einkerbung sichtbar ist, sind leicht aufzufinden. Nach der Teilung liegen zwei annähernd halbkugelförmige Plasmagebilde in der Cystenhaut. Nun setzt das Wachstum der Cystenhälften ein, die beiden Hälften runden sich mehr und mehr ab und bilden dabei noch eine weitere sehr dünne Haut um ihre Protoplasten aus. Die alte äußere Cystenmembran folgt dem Wachstum ihres Inhalts — ob durch Dehnung oder durch eigenes Flächenwachstum, kann ich nicht entscheiden. Die beiden Tochterindividuen nähern sich mehr und mehr der Kugelform, ihre Kontaktfläche verkleinert sich; die äußere Cystenmembran ist in diesen letzten Entwicklungsphasen, die

dem Ausschlüpfen der neuen Schwärmer vorangeht, nicht mehr mit Sicherheit nachweisbar.

Bevor die Tochterindividnen ihre Cystenhaut verlassen, sieht man sie schon innerhalb der letzteren sich bewegen; der Protoplast ist ringshernm von der Cystenhülle losgelöst nnd führt in ihr langsam rotierende Bewegungen ans. Die schwärmende Zelle wird frei, indem die Cystenhülle sich öffnet — möglicherweise handelt es sich nm eine lokale Lösung der Membransubstanz. Gallertbildnng habe ich anch an den sich öffnenden Cysten nicht beobachten können.

Erhöhung des Turgordrucks, den man durch Übertragen des Cystenmaterials in hypotonische Lösungen (Nährlösungen mit 2 proz. oder 1 proz. Chlornatriumgehalt) erreichen kann, beschleunigt das Ausschlüpfen der neuen Zellen.

Die geschilderten Cysten haben in gut ernährten Kulturen nur ganz kurzen Bestand, da ihr Inhalt bald nach ihrer Bildung wieder ausschlüpft. In alten Kulturen sah ich nach einer großen Zahl von Teilnngen das Schicksal der encystierten Individuen sich anders gestalten. Die Cysten teilten sich nicht, sondern wuchsen langsam heran; ihre Membran wurde dabei ein wenig dicker, der Dnrchmesser stieg auf fast das Doppelte des normalen oben angegebenen. Die Ursache für die Bildung dieser Riesencysten, die sich wochen- und monatelang in langsamem ständigem Wachstum halten, liegt vermutlich in der Abnahme der erforderlichen Nährstoffe. In neue Nährlösnng übertragen, rührt sich in den Riesencysten sogleich neues Leben nnd binnen 24 Stunden entwickeln sich aus ihnen neue Schwärmer, allerdings keine Riesenschwärmer, die der Größe der Cysten entsprächen, vielmehr zerfällt der Inhalt der letzteren in vier oder acht Portionen; ob nm alle Tochterzellen selbständige Membranen ausgebildet werden, habe ich nicht mit Sicherheit ermitteln können. Nachträglich sei bemerkt, daß auch die oben geschilderten Teilungscysten in seltenen Ausnahmefällen mehr als zwei Tochterzellen (4) liefern können.

Abnormale Teilungen und Cystenformen.

Solche sind schon für verschiedene Peridineen beschrieben worden nnd sind anch bei *G. fucorum* nicht selten; es handelt sich bei ihnen um Teilungen, die nicht völlig durchgeführt werden nnd auf halbem Wege stehen bleiben. Die Tochterindividuen sind in ihrer Bewegungsfreiheit trotz der Verkettnng zu Pärchen den normalen dnrchaus gleich. Fig. 2 zeigt einige abnormale Formen; solche,

welche der ersten Skizze (a) gleichen, täuschen leicht Copulationsvorgänge vor; viele andere Abnormitäten, die ich zumeist nur in ruhendem Zustand auffinden und in diesem zeichnen konnte (b—g), sind mannigfaltig gelappt; sämtliche in Fig. 2 dargestellten Individuen entstammen einer Aussaat von Cysten in 1 proz. ClNa-Lösung.

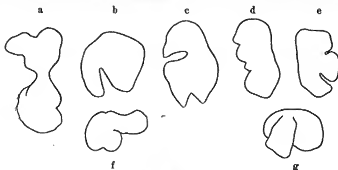


Fig. 2.

In hypotonischen Nährlösnngen (bis 2 proz. ClNa,) sowie ferner in Lösungen, welche neben geringen Mengen ClNa bis 25 proz. Rohrzucker enthielten, beobachtete ich außerdem Cysten, die dnrch einen der Sprossung vergleichbaren Vorgang sich vergrößerten: einige waren an einer Seite zitronenförmig zugespitzt, andere — anscheinend weiter vorgeschrittene Individnen — sprossenden Hefezellen vergleichbar (Fig. 3); die Cystenhaut scheint in solchen Fällen an einer eng begrenzten Stelle besonders wachstumsfähig oder dehnbar zu sein nnd dem zunehmenden Inhalt der Cyste durch Wachstumstätigkeit oder rein passive Dehnung zu folgen. In zuckerreichen Nährlösungen von geringem osmotischem Druck sah ich sehr oft neben solchen unregelmäßigen Cysten eine große Menge von schwärmenden Zwergindividuen; die Kulturen starben einige Tage nach dem Auftreten der letzteren ab.


Fig. 3.

Unregelmäßig gestaltete Cysten entstehen ferner bei Kultnr der Peridineen auf festen Nährböden (s. u.).

Isolierung, Verhalten auf festen Nährböden.

Die Trennung der Gymnodinien von den andern Organismen, welche in den Rohkulturen sich tummeln, gelingt leicht und anf ver-

schiedenem Wege. Solange nicht die Bacterien ausgeschlossen werden sollen, kann man einzelne Individuen mit der Pipette heransfangen — allerdings widerstehen viele den damit verbundenen mechanischen Insnlten nicht gut —, oder man isoliert Cysten, Teilungscysten oder die beschriebenen Riesencysten alter Kulturen. In vielen Fällen habe ich in meinen Fucusextraktknlturen die anfangs reichlichen Ciliaten „von selbst“ zugrunde gehen sehen, so daß nach einigen Wochen und nach wiederholtem Zusatz frischer Nährlösnng Kulturen vorlagen, die in jedem Tropfen Dutzende oder Hnnderte von Gymnodinien enthielten, ohne daß die Bacterien in störendem Maße sich entwickelt hätten.

Isolierte Individuen teilen sich in Objektträgerkulturen regelmäßig — zunächst in ca. 24 Stunden immer einmal. 24 Stunden nach der Isolierung kann man auf zwei Individuen in jeder Kultur rechnen, nach der doppelten Frist fast stets auf vier; nach drei Tagen beginnen kleine Unregelmäßigkeiten sich bemerkbar zu machen; die Zellen teilen sich nicht alle so pünktlich, und die Zahl der tatsächlich vorhandenen Individuen bleibt hinter der erwarteten mehr oder weniger zurück.

Vorzüglich gelingt die Isolierung und Beobachtnng der Gymnodinien durch Zuhilfenahme fester Nährböden. Zumstein[1]) knltivierte Euglenen auf flüssigen und festen Nährmedien und konstatierte, daß in Flüssigkeiten die Zellteilung sich stets im beweglichen Zustand vollzieht, auf genügend festen Substraten dagegen in Ruhe; die Zellen umgeben sich mit einer dünnen Schleimhülle nnd liefern nach wiederholten Teilungen palmellenartige Zellgruppen. Einigermaßen vergleichbar ist das Verhalten der Peridineen auf gallertigen Nährböden, die Dauer ihrer Schwärmerphase wird abgekürzt. Die Zellen leben fast nur noch im Cystenzustand. Ich knltivierte die Gymnodinien mit gntem Erfolg auf Fucusextrakt, das mit 2 % Agar oder 10 % Gelatine zn einem festen Nährboden verarbeitet worden war. Der Nährboden wird in Petrischalen gegossen und nach dem Erstarren einige kleine Tropfen aus einer gymnodinienreichen, möglichst bacterienarmen Nährlösnng aufgetragen. Die Flüssigkeit wird von der Gallerte allmählich aufgenommen, nnd die Gymnodinien geraten anf die feste Oberfläche des Nährbodens. Hier lassen sie sich fixiert in ihrer Lage und getrennt voneinander noch besser beobachten als in Einzellknlturen mit flüssigem Nährsnbstrat.

[1]) Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV, p. 149).

Auf Agar wie auf Gelatine lassen sich im wesentlichen dieselben Wachstumserscheinungen verfolgen; auf Agar ist das Wachstum vielleicht noch etwas besser als auf Gelatine, andererseits bleiben — vermutlich wegen der höheren Acidität — auf der Gelatine die Bacterien sehr im Wachstum zurück und bleiben sehr oft ganz aus, so daß es unschwer gelingt, mit Hilfe der Gelatinekultur Peridineen in organischem, völlig bacterienfreiem Medium sich entwickeln zu lassen.

Die Gymnodinien encystieren sich und teilen sich auf Gallerten im wesentlichen ebenso wie in flüssigen Substraten, die aus den Cysten ausschlüpfenden Tochterindividuen kriechen unter bescheidenen amöboiden Formveränderungen eine ganz kurze Strecke weit und schicken sich zu neuer Cystenbildung an. Die Formen, welche die Gymnodinien bei ihrer amöboiden Wanderung annehmen, weichen von ihren normalen beträchtlich ab; es entstehen längliche wurstförmige, keilförmig zugespitzte, stumpf- oder rechtwinklig gebogene Zellen, die in eben diesen Formen bei der Cystenbildung verharren. Bei der unregelmäßigen Gestalt vieler Cysten versteht sich von selbst, daß ihre Querteilungen Tochterindividuen von ganz ungleicher Form und Größe zustande kommen lassen (vgl. Fig. 4). Die Teilungsgeschwindigkeit ist ungefähr dieselbe wie bei Kultur in flüssigen Medien — nach 24 Stunden liegen die Gymnodinien zu zweien auf der Gallerte, nach zweimal 24 Stunden zu je vier (Fig. 4),

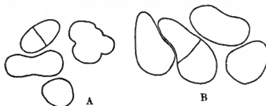


Fig. 4.

nach dreimal 24 Stunden im allgemeinen zu acht in einer Gruppe. Allerdings erfolgt schon bei diesem dritten Teilungsschritt sowie bei den folgenden die Teilung aller Individuen einer Gruppe nicht mehr so präzis, so daß statt acht Individuen oft nur sieben oder sechs vorliegen.

Das Gedeihen der Gymnodinien auf dem stärker sauren Gelatinenährboden war deswegen für mich von großem Interesse, weil es, wie gesagt, nicht schwer hält, bacterienfreie Peridineenhäufchen zu erzielen. Die Teilungsgeschwindigkeit ist dieselbe oder nahezu

dieselbe wie auf Agar. Es geht aus den an Gelatinekulturen gewonnenen Beobachtungen hervor, daß auch in Abwesenheit aller Fremdkörperchen, die etwa als Nahrung dienen könnten, die Gymnodinien trefflich gedeihen. Falls überhaupt tierische Ernährung durch Aufnahme fester Körperchen den Gymnodinien möglich sein sollte — beobachten konnte ich sie, wie gesagt, niemals —, so ist sie zum mindesten entbehrlich und durch osmotische Nahrungsaufnahme ersetzbar; höchstwahrscheinlich ernährt sich das von mir untersuchte *Gymnodinium* ausschließlich durch osmotische Stoffaufnahme aus der umgebenden Nährlösung. —

Leider lassen sich die Gymnodinien auf den genannten festen Nährböden nicht zu derselben unbegrenzten Vermehrung bringen wie in flüssigen Medien. Schon beim dritten Teilungsschritt bleiben viele Exemplare der auf je eine Zelle zurückführbaren Häufchen in der Entwicklung zurück, und Häufchen von mehr als 30 Exemplaren habe ich nur ganz selten beobachten können; die Individuen behalten zwar ihr normales Aussehen, verlangsamen aber ihr Wachstum und stellen bald Wachstum und Teilung völlig ein. Vermutlich sind es ihre Stoffwechselprodukte, die durch den festen Nährboden in der Nähe der Peridineen fixiert werden, und welche das Wachstum der Zellen hemmen. — Setzt man zu den auf festen Nährboden kultivierten Gymnodinien Meerwasser oder Nährlösung, so beginnen sie sogleich zu schwärmen und vermehren sich normal.

Mit Hilfe der Agar- und Gelatinemethode habe ich den Einfluß verschiedener Stoffe auf die Entwicklung der Gymnodinien geprüft. Ich nenne hier wenigstens die Versuche mit einer Nährlösung, die ich durch Auskochen des Fucusmaterials in süßem Leitungswasser herstellte; auch auf den mit solchem ClNa-armen Medien hergestellten Agar wachsen die Gymnodinien wie auf Meerwasseragar.

Aërotaxis.

Sauerstoff übt zweifellos starke Anziehung auf die Gymnodinien aus; ich stellte einige Deckglaskulturen in der Weise an, daß ein Tropfen gymnodinienreicher Kulturflüssigkeit mit einem Deckglas bedeckt wurde, unter das ich ein Stückchen Fucus-Agar geklemmt hatte.[1]) Die Gymnodinien hielten sich tagelang, blieben vorzüglich

[1]) In den Deckglaspräparaten fand ich gelegentlich seltsam deformierte Individuen, die unzweifelhaft derselben Spezies wie die typischen Exemplare angehörten: von diesen unterschieden sie sich dadurch, daß sie nicht kugelförmig oder ellipsoidisch waren, sondern ganz flach und glatt, wie es von vielen Ciliaten

in Bewegung und encystierten sich nach angemessener Zeit. Dabei sah man die Organismen die Nähe des luftspendenden Deckglasrandes bevorzugen, ohne daß an diesem das dichte Gewimmel entstanden wäre, wie es von manchen anderen Lebewesen her bekannt ist. Die Gymnodinien gehen oft zu ansehnlicher Entfernung vom Deckglasrand zurück. In der Nähe der letzteren finden sich auch die meisten Cysten, doch sind viele von ihnen auch noch an weiter zurückliegenden luftärmeren Teilen des Präparates zu finden. Auch der geringe Luftvorrat, der in der Mitte des Präparates sich findet, genügt den Gymnodinien für ihre Entwicklung. Exemplare, die durch untergelegten, breitgequetschten Fucus-Agar in der Mitte des Präparates gehalten worden waren, blieben beweglich.

Einfluß hoher Konzentrationen.

In sehr hohen Konzentrationen (Zusatz von ClNa- oder KNO_3-Kristallen zum Beobachtungstropfen) sterben die Gymnodinien allmählich ab und verlieren dabei sogleich ihre charakteristische Form. Gallertbildung, wie es für andere Peridineen in der Literatur angegeben wird, findet beim Absterben der Zellen nicht statt. Bei lokaler Zuführung von hoch konzentrierten Lösungen halten sich die Gymnodinien zunächst unter Schreckbewegungen von diesen fern.

Schwarmbildung.

Ein eigentümlicher Vorgang, den ich besonders in reich bevölkerten Kulturen des *Gymnodinium* sehr oft beobachten konnte, wird wohl als Äußerung des chemotaktischen Reaktionsvermögens der Organismen aufzufassen sein. Es handelt sich darum, daß einzelne Individuen, die in zitternder, taumelnder Bewegung begriffen kaum von der Stelle kommen, plötzlich eine starke Anziehung auf die in ihrer Nähe befindlichen Exemplare ausüben. Ein zweites eilt zu ihm, sie tanzen gemeinsam weiter und berühren sich dabei offenbar, weitere Exemplare drängen sich herbei, so daß zehn, zwanzig, Hunderte von Gymnodinien zu einem dichten Knäuel vereinigt ihre Zitterbewegungen fortsetzen. Bevor es aber zu so großen Ansammlungen kommt, kann der Schwarm wieder auseinandergehen

her bekannt ist. Die Geißelfurchen waren an diesen, übrigens gut beweglichen Formen besonders gut zu sehen. Ob die Deformation durch den Druck des Deckglases (auf Cysten?) oder durch andere Faktoren hervorgerufen worden sein mag, vermag ich nicht zu entscheiden.

oder sich vorübergehend lockern, um sich sogleich wieder zusammenzufinden. Obwohl alle Exemplare eines Schwarmes in lebhafter Bewegung sich befinden, kommt doch das Ganze kaum von der Stelle und kann lange Zeit hindurch im Gesichtsfeld des Mikroskops der Beobachtung zugänglich bleiben. Nachdem das Getümmel einige Zeit — unter Umständen mehrere Minuten — gedauert hat, zerstreut sich der Schwarm nach allen Richtungen hin.

Es liegt wohl nichts näher, als den geschilderten Vorgang in Verbindung mit der in neuester Zeit wiederholt diskutierten Sexualität der Peridineen zu bringen. Es wäre ja möglich, daß bei der Schwarmbildung eine Copulation erfolge. Ich möchte sogleich bemerken, daß ich nach aufmerksamer Prüfung aller in Betracht kommenden Erscheinungen keinen sexuellen Vorgang in der Schwarmbildung der Gymnodinien sehen kann. Bei anderen Organismen scheinen ähnliche „Schwarmbildungen“ vorzukommen.

Meyer beschreibt eine Monade, die in einer Kultur von Sumpfwasser und Kartoffeln sich so reichlich entwickelt hatte, daß die Tiere sich in dichten Klumpen drängten. „Dabei kam es häufig vor, daß einige Exemplare aneinander hängen blieben und in Gemeinschaft ihre Bewegung fortsetzten; dies geschah bei 2, 3 und bis 6 Individuen sehr häufig. Öfters ging aber die Vereinigung noch weiter, indem zu den kleinen Grüppchen noch weitere Exemplare, oft ähnliche Grüppchen hinzutraten, worauf der ganze Komplex sich zusammen fortbewegte, oft mit unregelmäßiger Rotation. Sobald auf diese Weise sich etwa 20 Exemplare vereinigt hatten, wurde die Rotationsbewegung regelmäßig, und die Tiere, die vorher ohne bestimmte Ordnung zusammengehangen hatten, ordneten sich jetzt zu vollkommener Kugelform an, indem die vielleicht etwas verlängerten Schwanzspitzen sich zusammenfügten. Oft lösten sich die Formen schon vor diesem Stadium wieder los, einzeln oder in Grüppchen; häufig wurde aber auch die genannte Vereinigung noch weiter getrieben, so daß schießlich eine vollkommene kugelförmige Kolonie entstand, die bis 50 Exemplare enthielt und in ihrer ruhigen gleichmäßigen Rotation einen prächtigen Anblick bot. Nach einiger Zeit lösten sich viele dieser Kolonien wieder auf, während andere sich erhielten, solange ich sie beobachtete.“ Meyer [1]) nennt den Organismus *Monas sociabilis*. Trotz aller Unterschiede sind vielleicht die Schwärme des letzteren den unseres *Gymnodinium* vergleichbar.

Ob die Schwarmbildung im Leben der Gymnodinien irgend eine

[1]) Untersuchungen über einige Flagellaten. Dissertation. Basel 1897. p. 57.

Rolle spielt, habe ich nicht mit Sicherheit erkennen können. Vielleicht bestehen Beziehungen zwischen der geschilderten Erscheinung und den Vorbereitungen zur Encystierung. Die Cysten der Gymnodinien liegen fast stets in Gruppen beieinander; diese füllen die auf Kulturflüssigkeiten sich bildenden Häute und Hautschüppchen wie mit einem dichten Belag; aber auch dann, wenn alle Substanzen, welche etwa chemotaktisch wirken und die Gymnodinien alle an einem Platz vereinigen könnten, fehlen wie in Objektträgerkulturen, treten die Cysten fast immer scharenweise auf. Es wäre möglich, daß vor der Cystenbildung dieselben chemotaktischen Wirkungen der Organismen aufeinander im Spiele wären wie bei der Schwarmbildung.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität,
Dezember 1907.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg.
Direktor: Medizinalrat Prof. Dr. Nocht.)

Studien über Spirochäten und Trypanosomen.

Von
Dr. W. Siebert, Marinestabsarzt.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Spirochäten und Spirillen werden vielfach identifiziert, obgleich Ehrenberg selbst, der diese beiden Gattungen aufgestellt hat, in der Definition derselben einen deutlichen Unterschied macht, insofern er erstere als flexibel und letztere als starr bezeichnet. Allerdings könnte die durch denselben Autor erfolgte gemeinsame Einreihung in die „familia Vibrioniorum“ Bedenken erregen, da ja hierunter auch die Bacterien zusammengefaßt werden. Dem gegenüber sei jedoch darauf hingewiesen, daß von Ehrenberg, wie Loewenthal [1]) gleichfalls ausführt, auch die Infusionstierchen, unsere heutigen Protozoen hierher gerechnet werden. Die Auffassung über die systematische Stellung der Spirochäten ist in letzterem Sinne besonders durch die Untersuchung Schaudinn's [2]) in neue Bahnen gelenkt worden, indem derselbe in der Entwicklung des *Leucocytozoon* ein Spirochätenstadium nachwies. Hiermit ist jedoch nach Lühe's Anschauung noch nicht definitiv entschieden, daß alle derzeit als Spirochäten bezeichneten Organismen den Protozoen zugesellt werden müssen; ebenso sind für ihn Spirochäten nur ein morphologischer, nicht ein syste-

[1]) Loewenthal: Die Spirochäten. Biophysikal. Centralbl. Bd. I 1905.
[2]) Schaudinn: Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte XX 1904.

matischer Begriff, wofür gerade dieses Vorkommen eines Spirochätenstadiums beim *Leucocytozoon* beweisend sei. Diesbezüglich muß bemerkt werden, daß Schaudinn in seiner letzten Publikation [1]) auch nur von einer Konvergenzerscheinung im Entwicklungscyklus des *Leucocytozoon* spricht.

Weitere Ausführungen über die Morphologie dieser Wesen haben allerdings dazu beigetragen, die Wagschale zugunsten der von Schaudinn vertretenen Anschauung sinken zu lassen. Für die Protozoennatur sprechen sich aus: Schaudinn, v. Prowazek, Hartmann, Hoffmann, Keysselitz, Loewenthal, Markham, Carter, Jaffé, Schellack, Gonder, Siedlecki, Krzysztalowicz, Perrin, Neufeld, Manteufel, Lühe, Gross, Eitner, Mühlens u. a.; dagegen Koch, Zettnow, Borrel, Novy, Knapp, Levaditi, Laveran, Saling, Thesing, Sobernheim, Siegel u. a.

Bevor ich das eigentliche Thema behandle, will ich in groben Zügen auf die Morphologie eingehen, da noch hinreichend Gegensätze über die Strukturverhältnisse obwalten. — Wiederholten Widerspruch haben die als Geißeln imponierenden Fortsätze des Periplast erfahren, der sich am Ende in dünne, nicht abgesetzte Fäden auszieht. Sie sind Folgen der Trennung der stark verdünnten Periplastbrücken, die bei der Teilung entstehen, und durch das Bestreben der neuen Individuen, sich nach verschiedenen Richtungen fortzubewegen, zerreißen (Hoffmann, v. Prowazek, Hartmann, Schellack). Der Periplast ist die äußere Hülle, die bei größeren Formen (*Sp. balbianii, anadontae*) wabig strukturiert ist, und wie v. Prowazek [2]) annimmt, vermutlich zum Teil aus Lipoiden besteht und in Myophanfibrillen zerfällt, die in dieser Art bei den Spirillen nicht beobachtet worden sind. Er umschließt das Plasma, bei dem der äußere Teil, das Ectoplasma, meist undeutlich in das Entoplasma übergeht, und ferner centralwärts bei entsprechender Differenzierung Chromatin, das in der Längsachse des Organismus verlaufend rosenkranzartig in Körnchenreihen angeordnet ist und nach Schaudinn dem lokomotorischen Kernapperate plus dem somatischen Kerne der Trypanosomen entspricht. Von den gelegentlich beschriebenen Seitengeißeln ist es nicht sicher, ob sie nicht Folgen bzw. Erscheinungen der Mazeration sind.

Die undulierende Membran ist allerdings bei den kleinsten

[1]) Schaudinn: Zur Kenntnis der Spir. pallida. Deutsch. Med. Wochenschrift 1905 Nr. 42.

[2]) E. Hoffmann u. Prowazek: Untersuchungen über die Balanitis- und Mundspirochäten. Centralbl. f. Bacteriol. 1906 Bd. XLI.

Formen wegen der Zartheit dieser Organismen strittig, wird jedoch auch hier (*pallida*) von Schaudinn[1]) nach den Untersuchungen am lebenden Objekt vermutet. Sie kennzeichnet sich in diesem Zustande als eine am Rande lichtbrechende Linie und entspricht dem Randfaden der Trypanosomen.

Neben der bandförmigen, in ihrem feineren Baue bestimmte Einzelheiten enthaltenden Gestalt ist die Art der Vermehrung der Microorganismen gegen die Bacteriennatur ins Feld geführt worden, obgleich hier zahlreiche Stimmen gegen die sonst im allgemeinen den Protozoen (Flagellaten) eigene Längsteilung (Ausnahme z. B. *Oxyrrhis*) laut geworden sind (Koch, Zettnow, Borrel, Laveran, Novy, Knapp u. a.). In neuester Zeit hat auch Schellack,[2]) der Untersuchungen an europäischen, amerikanischen und afrikanischen Recurrensspirochäten angestellt hat, diese Frage aufgegriffen und als durchaus noch nicht sicher entschieden erklärt. Ich habe an der lebenden *Sp. pallida* die Längsteilung verfolgt, und dabei bemerkt, daß der Verlauf bis zur Bildung der **V**-Form zwar verhältnismäßig schnell vor sich geht, aber in diesem Zustande anscheinend lange verharrt. Bei diesem Vorgang verlieren zu Beginn die beiden sich bildenden Tochterindividuen scheinbar die sonst typische Starrheit, indem die Windungen flacher und unregelmäßiger werden; aber letzteres nur für Momente, um dann nach vollzogener Teilung sofort wieder die diese Spirochäten charakterisierende, präformierte Spirale zu zeigen. Gleichzeitig scheint in diesem Augenblicke die sonst gewohnte Bewegung der Rotation um die Längsachse zu sistieren, um einer über den ganzen Organismus fortlaufenden. mehr zitternden Wellenbewegung Platz zu machen. Sporenzustände sind bisher nicht beobachtet worden, wohl aber eingerollte Ruhestadien,[3]) die jedoch unterschieden werden müssen von Bewegungs- und Involutionsstadien; sie erklären nach v. Prowazek eventuell die Recidive, während Levaditi und Manouélian[4]) diese eingerollten Formen

---

[1]) Schaudinn (Hartmann u. v. Prowazek): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida und anderer Spirochäten. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte 1907 Bd. XXVI Heft 1.

[2]) Schellack: Morphologische Beiträge zur Kenntnis der europäischen, amerikanischen und afrikanischen Rekurrensspirochäten. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 27 Heft 2.

[3]) Prowazek: Vergleichende Spirochätenuntersuchungen. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte Bd. XXVI Heft 1 1907.

[4]) Levaditi et Manouélian: Recherches sur l'infection provoquée par le spirille de la Tick-fever. Annal. de l'institut Pasteur XXI 1907.

mehr für eine der Degeneration vorausgehende Erscheinnng anffassen.

Ich habe anf Anregung und mit liebenswürdiger Unterstützung des Herrn Dr. v. Prowazek versncht, nnter einem anderen Gesichtspnnkte znr eventuellen Lösung der Frage betreffs Zngehörigkeit der Spirochäten beizutragen, insofern ich durch Reagentien auf experimentellem Wege Unterschiede, die mitbeweisend sein könnten, zn gewinnen hoffte.

Die Versuche wnrden zunächst an der Lnesspirochäte vorgenommen nnd an den Mnndspirochäten nachgeprüft.

Die Reagentien wurden dem die Organismen enthaltenden Sekret nngefähr zu gleichen Teilen zngesetzt. Letzteres wurde bei der *Spir. pallida* aus breiten Analpapeln gewonnen nnd dann in U-förmigen Kapillarröhrchen centrifugiert. Nach Vermischnng nnd Einwirkung der Reagentien für die Dauer von 10—15 Minuten wurden Ausstriche angefertigt und nach Giemsa (bei der *Spir. pallida* Schnellfärbemethode) oder mit Löffler's Geißelbeize behandelt. Es sei gleich hinzugefügt, daß für letztere Färbnng nnr sehr dünne Ausstriche verwendbar sind.

10—20 proz. NaCl-Lösung bewirkte allgemein mehr eine Aufquellung des Ganzen als Auflösung des Spirochäteninhaltes; daher erschienen die Luesspirochäten gewöhnlich dick, gequollen. Wiederholt trat anch Auffaserung ein mit Zerfall in einzelne Fibrillen, Vorgänge, die bei den Bacterien nicht eintreten (Fig. A). Gelegentlich zeigten sich im Verlanf der Spirochäte knotenförmige Verdickungen;

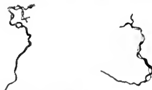


Fig. A. Syphilisspirochäten.
Kochsalzwirkung. Spätstadium. Compens. Ocul. 18, homog. Immers. 2 mm.

an diesen Stellen hatte sich das Plasma znsammengezogen, so daß nur Periplast übrig geblieben war, der sich schwach färbte nnd daher diese Stellen heller erscheinen ließ. Eine ähnliche stellenweise Schrumpfung des Inhaltes durch Flüssigkeitsabgabe zeigte sich bei den großen Formen der Mundspirochäten, wo als Folge dieses Vorganges die Chromatinkörnchen besonders deutlich hervortraten. Auffallend war auch die reichliche Bildung von Schleifen- und Ösen-

formen (Fig. B). Es waren dies anscheinend Bewegungsstadien, wie ich sie bei den Luesspirochäten am lebenden Material bemerkt habe; es bildete sich hier anfangs eine Endschlinge, die dann den ganzen Körper durchlief, gelegentlich mit einem kurzen Halt, um dann in derselben Richtung oder rückläufig dasselbe Spiel fortzusetzen. Diese Formen sind daher nicht zu verwechseln mit den Ruhestadien, wie sie z. B. v. Prowazek[1]) bei den Hühnerspirochäten nachgewiesen hat; sie zeigten sich zwar stellenweise stärker verfilzt,

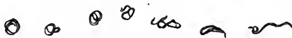


Fig. B. Mundspirochäten.
Kochsalzwirkung. Anfangstadium. Compens. Ocul. 8, homog. Immers. 2 mm.

ließen aber doch immer noch die einzelnen Windungen deutlich erkennen, während es sich bei den Ruhestadien um dicke und dichtere Verklumpungen und Verklebungen handelt. Sie ähnelten mehr den Phagocytoseformen.

Behandlung mit 10 Proz. taurocholsaurem Natrium verursachte zunächst bei den Luesspirochäten eine Aufquellung später mehr noch eine Zerstörung des Gesamtprotoplasma, so daß hier der Auslaugungsprozeß deutlicher zutage trat, und infolgedessen die restierenden Chromatinteilchen in einzelnen Körnchen, wie Perlen auf einer Schnur, in dem Innern der Spirochäten in der Längsrichtung erschienen (Fig. C und D). Die im Periplast befindlichen lipoidartigen



Fig. C. Luesspirochäten.
Taurocholwirkung. Spätstadium. Compens. Ocul. 18, homog. Immers. 2 mm.

Massen wurden durch die Gallensubstanzen gelöst, wodurch zunächst Austritt des Protoplasma ermöglicht wurde. Infolgedessen schrumpfte auch die chromatische Körnchenreihe zusammen, erschien dicker und hob sich rotgefärbt ab. Zugleich wurde bezüglich der Geißelanhänge hierbei deutlicher, daß es sich nicht um Geißeln im eigentlichen Sinne, sondern mehr um Auszüge des Periplast handelte. Ebenso war eine undulierende Membran nicht vorhanden, da eine dem Peri-

[1]) v. Prowazek: Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte 1906 Bd. XXIII.

plast anliegende stärkere Fibrille anscheinend fehlte, die die Grundlage für eine undulierende Membran sein würde, entsprechend der Annahme, daß letztere genetisch ein fibrilläres Produkt des kinetischen Kernbestandteiles ist. Später verschwand auch der Periplast, so daß die Gallensubstanzen imstande waren, die Spirochäten aufzulösen, was bei den Bacterien mit Ausnahme des *Pneumococcus* und einiger verwandter Formen nicht der Fall ist, wohl aber bei den Protozoen.



Fig. D. Mundspirochäten.
Taurocholwirkung. Frühstadium. Compens. Ocul. 8, homog. Immers. 2 mm.

Es würde dies auch für irgendwelche prophylaktische Maßnahmen sehr wichtig sein, da z. B. Sublimat 1:1000 nicht alle Luesspirochäten im Gewebe zu vernichten scheint. In 10 Proz. Sublimatlösung wurden dieselben allerdings abgetötet, aber ohne Aufquellung oder Maceration; sie wurden gewissermaßen eher konserviert, waren dünn und auffallend abgeblaßt.

Einwirkung von Saponin (1:10) hatte ein etwas gequollenes Aussehen mit teilweiser Abblassung zur Folge. Nach den Untersuchungen von Landsteiner und Russ,[1]) die bestätigt werden können, wird auch das Hühnerpestvirus durch 1 Proz. Saponin avirulent.

Verdauungsversuche mit Pepsin + HCl und zweistündigem Verweilen im Thermostaten bei annähernd Körperwärme ergaben bei der Luesspirochäte ein Aufquellen derselben. Dies würde dafür sprechen, daß diese Individuen zum großen Teil aus Kernsubstanzen bestehen, die nicht direkt verdaubar sind. Hierauf deuten auch morphologische Beziehungen hin. Von den Trypanosomen wissen wir, daß Periplast und Fibrillen Kernderivate sind, die also hier bei der Luesspirochäte die Hauptmasse des Körpers ausmachen würden. Diese Tatsache erklärt auch, warum die Lues- und Frambösiespirochäten von den Leucocyten so schwer verdaut werden (fibrilläre Reste, Körnchen), da Kernderivate der Verdauung einen ziemlichen Widerstand entgegensetzen; ebenso spricht dieser Umstand vice

[1]) Landsteiner, Centralbl. f. Bakt. Ref. 1906.

versa dafür, daß der Periplast kein Teil des Ectoplasmas ist. Die Mundspirochäten waren unter dem Einfluß des Pepsins teils verdickt, teils unverändert und scheinen somit resistenter, was vielleicht dadurch erklärlich ist, daß sie in dieser Hinsicht auch normalerweise anderen Insulten ausgesetzt sind. Gelegentlich fanden sich jedoch auch hier sehr schön gekörnte Exemplare mit helleren Stellen und teilweiser Auflösung.

Es lag nahe, zum Vergleich diese Versuche auch auf Trypanosomen auszudehnen, zumal gewisse Beziehungen zwischen beiden Gruppen zu bestehen scheinen, so daß man die Spirochäten, dort wo eine deutlich ausgesprochene undulierende Membran erkennbar ist, wie bei den großen Formen, direkt zu den Trypanosomen gerechnet hat. Auch haben die Photogramme in den diesbezüglichen Arbeiten Ähnlichkeiten verschiedener Spirochäten mit schmalen trypanosomenartigen Flagellaten gezeigt.

Krzystalowicz und Siedlecki [1]) nehmen sogar bei der *Spir. pallida* an, daß sie in irgendeinem Moment ihrer Existenz ein Trypanosomenstadium passiert. Auch glauben sie auf Grund eines gewissen allmählichen Überganges, daß die Trypanosomen durch Wachstum aus den Spirochäten entstehen. Das Trypanosom, welches eine Form im Entwicklungsstadium der *Spir. pallida* repräsentiert, müßte daher in das System der Protozoen eingereiht werden. Allerdings sind diese Beobachtungen bisher noch nicht bestätigt worden.

Die Versuche wurden an dem Erreger der Dourine vorgenommen. 20 Proz. Kochsalzlösung bewirkte Verdichtung des Entoplasma durch Extraktion der Flüssigkeit. Das Protoplasma„stroma“ war zusammengeschrumpft, wodurch eine gewisse Abrundung des Zellleibes bedingt wurde. Bei verschiedenen, noch gut erhaltenen Individuen zeigten sich nur einige helle Stellen im Plasma; im allgemeinen aber war dasselbe später gelöst, so daß manche Parasiten als zusammengerollte Körper mit bröckligem Chromatin und schwammartig zusammengeschrumpftem Plasma in roter Periplasthülle erschienen. Überwiegend zeigten sich Bilder, die Teile des meist zu einem central gelegenen, blauviolett färbbaren Körper verdichteten Plasma auf rötlichem, alveolarem Untergrunde darstellten. Der Periplast wird also am wenigsten gelöst, was auch seiner Natur, aus Kernsubstanzen entstanden zu sein, entspricht. Dort, wo er auch etwas

[1]) Krzystalowicz et Siedlecki: Contribution à l'étude de la structure et du cycle évolutif de Spirochaete pallida Schaud. Bulletin de l'Academie des Sciences de Cracovie 1905.

gelöst war, blieb er jedoch am längsten in seiner Gestalt erhalten, so daß einige Trypanosomen nnr als ein feiner gewundeuer Faden aussahen (vielleicht Reste der undulierenden Membran), während die blaufärbbaren Teile später völlig geschwnnden waren. Tsetsetrypanosomen wnrden bei 2—3 Proz. Kochsalzlösnngen zunächst lichtbrechender, später blähten sie sich gleichfalls anf, das Protoplasma schrumpfte central zu einem schwammartigen Körper zusammen und schließlich blaßte das *Trypanosoma* ganz ab. Es trat also hier eine Art von Plasmaschrumpfung ein, wie bei den höheren Protozoen im Gegensatz zu den Spirochäten. Später vergrößerten sich die Protozoenleiber nnd zerflossen. Von einer Plasmolyse im eigentlichen Sinne des Wortes konnte man aber hier nicht sprechen, denn bei einer normalen Plasmolyse müßte sich das Protoplasma von dem Periplast vollständig abheben und beim Überführen in eine isotonische Lösnng wieder an ihn anlegen.

Saponin 1 : 10 löste das Plasma anf, dasselbe wurde gewissermaßen herausgesogen, hingegen blieben die Kernsubstanzen erhalten, so daß sich zum Schluß nnr der Kern mit dem Periplast färbte, der sich besonders abhob. Wiederholt war das Protoplasma so stark ausgelaugt, daß das Trypanosom gerade wie ein Hanch erschien, wogegen hier natürlich der rote Kern außerordentlich deutlich hervortrat, und bei Maldecaderastrypanosomen zu einem breiten Chromatinband zerfloß. Die Trypanosomen sahen allgemein sehr breit aus, da der plasmatische Inhalt ansgewascheu nnd somit das Ganze gleichsam infolge Schwindens des inneren Turgor kollabiert war. Bei einigen fanden sich im Leibe zahlreiche größere oder kleinere Granulationen, die sich mit Chromatinfarbstoffen färbten, anscheinend Reste des aufgelockerten bezw. zerfallenen Kernes. Oft war auch eine Dnplikatnr des Periplast vorhanden. Der Randfaden der nndulierenden Membran hob sich zartrötlich schimmernd gleichfalls deutlich von dem Plasma ab.

Die Einwirkung von Sublimat 1 : 10 bedingte keine Anflösnng, auch war die Zahl der Trypanosomen nicht verringert. Im allgemeinen färbten sich diejenigen Bestandteile, die Affinität zu den sauren Farbstoffkomponenten hatten, am wenigsten, mehr noch diejenigen mit Neigung zu den basischen, also die Kernbestandteile. Am stärksten zeigte sich der Blepharoplast tingiert.

Dagegen löste taurocholsaures Natrium 1 : 10 alles anf. Ein recht auffallendes Bild, zumal mit sonst stark infiziertem Material gearbeitet wurde!

Der Verdauungsversuch zeigte, daß die Kerne oft erhalten

blieben, während sich vom Protoplasma nur verwaschene Trümmer fanden, die die ursprüngliche Gestalt nicht mehr erkennen ließen.

Eine weitere Verfolgung dieser Resultate, besonders in der Ausnutzung der Medikamente hinsichtlich Prophylaxe und Therapie, sowie eine eingehendere Auswahl der einschlägigen Präparate zwecks Wiedergabe hierselbst, konnte ich leider infolge Kommandowechsels nicht mehr zur Ausführung bringen.

Zusammenfassend möchte ich betonen, daß bei den Spirochäten ebenso wie bei den Trypanosomen unter Einfluß von Kochsalzlösungen eine stellenweise Schrumpfung des Protoplasmas sich bemerkbar machte, die aber nicht als eigentliche Plasmolyse imponierte. Ferner wurden die Spirochäten durch Gallensubstanzen im Gegensatz zu den Bacterien zuerst vielfach in Fibrillen aufgelöst und fielen schließlich der Lösung anheim; ein Vorgang, der von Bacterien nur von Pneumococcen bekannt ist.

In morphologischer Hinsicht wurde festgestellt, daß unter Kochsalzeinfluß die Spirochäten Knänelformen annahmen, die aber von den Ruhestadien wohl zu unterscheiden sind. Weiter wurde die Längsteilung der *Spir. pallida* abermals beobachtet und die Tatsache ermittelt, daß sie keine undulierende Membran besitzt, drehrund ist, und daß die Periplastgeißeln tatsächlich bloß Ausläufer der Periplastfibrillen sind. Die Hauptmasse des Spirochätenkörpers besteht aus kernartigen Substanzen (Pepsin-Versuch), die der Verdauung einen erheblichen Widerstand entgegensetzen und daher sind Spirochätenreste in Leucocyten lange Zeit nachweisbar.

Néoplasie du tissu adipeux chez des Blattes (*Periplaneta orientalis* L.) parasitées par une Microsporidie.

Par
L. Mercier,
Chef des travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Nancy.

(Avec Planche XXII.)

Au cours de mes recherches sur les cellules à *Bacillus cuenoti* (1907), j'ai signalé l'existence d'un microorganisme à forme levure dans le tissu adipeux de *Periplaneta orientalis* [L.] et j'ai étudié l'action de ce parasite sur les bacilles. Chez les Blattes infestées, les bacilles disparaissent partiellement des cellules et, au lieu de former de longs filaments, comme chez les Blattes normales, ils se présentent sous la forme de petits éléments de 3 μ de longueur. Récemment (1907a), j'ai trouvé une Microsporidie également parasite du tissu adipeux de la Blatte. Le microorganisme à forme levure et la Microsporidie sont fréquemment associés. L'association d'une levure et d'un Sporozoaire a été signalée par Caullery et Mesnil (1905) chez des exemplaires de *Potamilla torelli* parasités par *Haplosporidium potamillae*; d'après ces auteurs, il y a même lieu de remarquer que la levure est presque toujours accumulée autour des kystes de l'*Haplosporidium*.

L'association d'une Microsporidie ou d'une Haplosporidie avec une levure est à rapprocher de l'association de *Myxobolus pfeifferi* et de bactéries (Thélohan 1894).

Les Blattes infestées par la Microsporidie sont facilement reconnaissables à leur abdomen distendu; entre les anneaux écartés

transparaît le tissn adipeux d'un blanc crayenx très caractéristique. Les larves sont plus souvent parasitées qne les adultes, ce qui semblerait indiquer que l'infection est souvent mortelle.

Le parasite progresse sous forme d'nne infiltration irrégulière qni, bientôt, envahit tont le tissu adipeux; ce dernier se présente alors à la dissection comme une énorme masse blanchâtre au milieu de laqnelle sont noyés les organes. Cette hypertrophie est due, non senlement à la masse du parasite, mais aussi à la réaction de l'hôte vis-à-vis de celui-ci.

I. Etude de la Microsporidie.

La Microsporidie parasite du tissu adipenx de la Blatte se présente sous de trop faibles dimensions ponr que son étude détaillée offre nn intérêt immédiat; de son évolution, je ne retiendrai que les faits nécessaires à la détermination générique. Celle-ci, ponr être rigoureuse, demande à être basée snr d'autres caractéres que ceux uniquement tirés de la forme et de la structure des spores; en effet, comme Pérez (1905) le fait remarqner: «dans la multiplication des espèces de Microsporidies signalées jusqn'ici, la plupart ne sont connues que par leurs spores; c'est seulement pour une infime minorité qu'on est renseigné sur leur évolution. Or, c'est la connaissance de cette évolution qui permettrait d'établir d'nne manière rationnelle des coupures génériques, tandis que l'étude ingrate de la structure même des spores est décevante pour cet objet; et les anteurs n'ont peut-être pas toujours assez porté leur attention sur le mode de gronpement des spores, qui peut donner des indications sur leur évolution antérieure».

J'ai pn mettre en évidence deux cycles bien marqués dans l'évolntion de la Microsporidie parasite du tissu adipeux de la Blatte, l'un correspondant à la schizogonie, l'autre à la sporogonie. Les mérontes (fig. 1) se présentent, après coloration, sons forme de petits éléments arrondis de 2 à 3 μ de diamètre, qni renferment plnsieurs grains chromatiques. Ces éléments, après une période active de multiplication, grossissent (fig. 2), et de nombreuses masses chromatiqnes apparaissent dans lenr cytoplasme (fig. 3); autour de chacune de ces masses s'individnalise une petite aire cytoplasmiqne (fig. 4); le méronte devient ainsi nn sporonte pnis nn pansporoblaste. Le nombre des spores contenues dans ce dernier est variable, il est

toujours supérieur à huit. A maturité, la membrane d'enveloppe, très mince, du pansporoblaste se rompt et les spores deviennent éparses dans le tissu adipeux où elles forment des amas irréguliers. Les spores mûres se présentent, à l'état frais, sous forme de petits éléments ovoïdes de 5 à 6 μ de longueur sur 2,5 à 3 μ de largeur (fig. 5); j'ai pu mettre en évidence la capsule polaire (fig. 6) et obtenir la dévagination du filament spiral (fig. 7) après traitement par l'acide azotique. Ces caractères permettent de rapporter avec certitude le parasite au genre *Plistophora* Gurley.

II. Réaction de l'hôte vis-à-vis du parasite.

1° Mitoses dans le tissu adipeux de Blattes parasitées.

Hesse (1904) a signalé le premier une réaction des tissus de l'hôte vis-à-vis du parasite, dans le cas d'infection d'un Insecte (*Otiorhynchus fuscipes*) par une Microsporidie (*Nosema longifilum*). Cette réaction se manifeste par la formation de kystes bien localisés entourés d'une capsule conjonctive.

J'ai rencontré chez les Blattes infestées des kystes semblables; de plns, si l'on étudie la structure histologique du tissu adipeux de ces Insectes, larves et adultes, on constate des différences profondes avec ce qui existe chez des Blattes normales. Les individus, chez lesquels l'infection est en pleine progression, ne présentent plus dans certains lobes de leur tissn adipeux ni les grandes cellules graisseuses, ni les cellules à urate de soude, ni les cellules à *Bacillus cuenoti*. Ces éléments ont fait place à de petites cellnles d'nn aspect très différent et dont beaucoup sont en mitose (fig. 8). A côté de divisions cellulaires normales, on observe souvent des mitoses anormales. La figure 15 représente une division nucléaire qui s'écarte de la mitose typique par le nombre et la situation des centres cinétiques. De telles mitoses sont dites multipolaires. P. Bouin (1897) qui a rencontré des figures semblables dans le testicule du jeune Rat, n'a jamais pu mettre en évidence de centrosomes. Il m'a été également impossible de constater avec certitnde la présence de ces formations, même sur des préparations fortement colorées à l'hématoxyline ferrique. La mitose représentée figure 10 est également anormale; la distribution des chromosomes n'est pas régulière, plusienrs segments chromatiques sont demeurés au niveau de l'équateur de la cellule et se sont condensés en masses informes.

La présence de mitoses dans les cellules du tissu adipeux de Blattes adultes et de larves âgées mérite de retenir l'attention; jamais, à ma connaissance, semblable observation n'a été faite dans le tissu adipeux d'Insectes adultes. En effet, si Henneguy (1904) admet que chez certaines larves très jeunes les cellules graisseuses peuvent augmenter en nombre en se multipliant par voie indirecte, Pérez (1903), par contre, n'a jamais vu de mitoses dans les cellules graisseuses des larves de Fourmis. «Je n'ai point, dit-il, observé de caryocinèse, et les noyaux très étirés en longueur de certaines cellules semblent indiquer une division directe. Mais je crois devoir réserver ce point, n'ayant point observé de larves au moment précis d'une mue. C'est à ce moment que, chez le Ver à soie, Berlese a observé des caryocinèses dans les cellules du corps gras».

Je n'ai jamais vu de mitose dans les cellules du tissu adipeux de Blattes normales. Tontefois, mis en garde contre une conclusion trop hâtive, j'ai recherché si chez des Blattes larvaires, prises au moment précis d'une mue, le corps gras présentait des mitoses; or, même dans ces conditions, je n'ai jamais observé de cellules en voie de division indirecte.

En présence de ces faits, il est donc logique de conclure à une relation de cause à effet entre la présence de la Microsporidie et l'existence de mitoses dans le tissu adipeux des Blattes parasitées.

2° Les cellules à Bacillus cuenoti.

L'étude des altérations dont les cellules à *Bacillus cuenoti* sont le siège offre un intérêt tout particulier. Dans les lobes où l'infection ne progresse que lentement, les bacilles disparaissent peu à peu des cellules; bientôt on ne trouve plus dans celles-ci que quelques bacilles de petite taille et des spores; le tout généralement rassemblé en un petit amas. A ce moment, les noyaux des cellules entrent en caryocinèse; le plus souvent les mitoses sont anormales.

La figure 16 représente une cellule à bacilles (*c*) en voie de division; les chromosomes sont répartis inégalement entre les deux étoiles-filles inclinées l'une sur l'autre; une telle mitose est dite asymétrique. P. Bouin (1897) en a observé de semblables dans les cellules testiculaires jeunes où elles ne sont pas rares; elles ont été rencontrées aussi fréquemment dans les tissus pathologiques. Sans entrer dans le détail de cette question exposée par P. Bouin, je citerai cependant les conclusions de cet auteur: «Comme on peut le remarquer, ces mitoses asymétriques ont été observées surtout dans

les néoplasmes à marche rapide, dans les tissus enflammés, au niveau des foyers de régénération, en un mot, dans tous les tissus où se rencontrent, avec une exubérance particulière, des processus de croissance ou de régénération.»

Il est impossible, sur la figure 16, de compter les chromosomes qui entrent dans la constitution de chacune des étoiles-filles; ils sont soudés en plaques chromatiques irrégulières; peut-être, dans la grande majorité des cas, ces figures sont-elles dégénératives.

Des deux mitoses représentées figure 13, l'une (*a*) est désordonnée; les chromosomes sont soudés en blocs chromatiques irréguliers répartis sans aucun ordre. L'autre mitose (*b*) est également anormale, ainsi que celle représentée figure 14; il est impossible de compter les chromosomes qui sont soudés et forment des plaques chromatiques irrégulières.

Si l'on examine les mitoses des cellules à bacilles figurées planche XXII, on remarque que les bacilles restants sont tous groupés dans une certaine région, tandis que les noyaux en voie de division occupent un territoire cellulaire d'où les bacilles ont disparu.

Dans les lobes du corps gras où l'infection est massive, les cellules à bacilles ne présentent jamais de mitose. La figure 12 montre une de ces cellules entourée de parasites à différents stades d'évolution; les bacilles subissent la dégénérescence granuleuse, ils se résolvent en un semis de fines granulations électivement colorables par l'hématoxyline ferrique. Bientôt les parasites pénètrent dans la cellule qui disparaît. On voit donc, fait important au point de vue de la pathologie cellulaire, que les cellules à bacilles se comportent de deux façons différentes vis-à-vis de la Microsporidie. Lorsque celle-ci envahit rapidement un lobe du tissu adipeux et agit directement sur les cellules celles-ci disparaissent. Au contraire, dans les lobes où la marche du parasite est plus lente, les cellules éloignées du centre d'infection réagissent, les bacilles disparaissent peu à peu et le noyau entre en mitose.

Ces faits indiquent une dédifférenciation de l'élément qui fait, en quelque sorte, retour au type embryonnaire. La littérature renferme déjà un certain nombre d'observations analogues qui montrent qu'une cellule peut, dans certaines conditions, soit perdre ses caractères différentiels et revenir au type de cellule indifférenciée, soit subir un arrêt de croissance et conserver ses caractères embryonnaires.

P. Bouin (1897) a constaté au cours de ses recherches expéri-

mentales sur le testicule, que certains éléments peuvent reprendre la forme et la structure intime de cellules embryonnaires du testicule.

Dans l'étude du cycle évolutif d'une Coccidie, *Caryotropha mesnili*. SIEDLECKI (1907) a constaté également que, sous l'influence du parasite, les spermatogonies de l'Annélide parasitée font retour au type de cellules indifférenciées. Elles ne donnent jamais de spermatocytes, ni de spermatozoïdes, mais elles prennent des caractères de cellules épithéliales et forment une assise compacte épithélioïde.

LÉGER et DUBOSCQ (1902) ont montré que certaines Grégarines déterminent des phénoménes d'arrêt de croissance des cellules parasitées, qui gardent leurs caractères embryonnaires et en particulier la faculté de se diviser; le cas le plus curieux est celui de *Clepsidrina davini* où la crypte épithéliale d'insertion des Grégarines devient un syncytium qui coiffe le parasite.

3° La mitose peut succéder à la division directe.

Le mode de division des cellules à bacilles chez les Blattes parasitées nous amène à examiner la question des rapports qui peuvent exister entre la division directe et la mitose. Il est établi que la division directe peut, très fréquemment, succéder à la mitose; mais la réciproque n'est généralement pas admise. HENNEGUY (1896), PRENANT (1904), BRASIL (1904), ont fait un exposé complet de cette question. De l'ensemble des faits cités par ces auteurs, je ne retiendrai que ceux qui se rapportent directement au cas particulier que j'étudie.

J'ai montré (1907) que chez les Blattes normales les cellules à bacilles se multiplient par division directe (fig. 11); or, nous venons de voir que chez les animaux parasités beaucoup de ces cellules sont en voie de mitose. Pouvons-nous conclure, en rapprochant ces deux faits, que la mitose peut succéder à la division directe?

Une objection très grave peut être formulée et CUÉNOT (1898) l'a faite à BALBIANI et HENNEGUY. Ces auteurs (1896) ayant greffé des queues de têtards de Grenouille sur le tronc, ont constaté que la soudure se fait aux dépens des cellules épithéliales qui se multiplient rapidement par amitose; puis, plus tard, au point de soudure, ils ont observé des divisions indirectes. A la suite de cette expérience, il semblait donc permis d'admettre que la mitose peut succéder à la division directe. Or, CUÉNOT a fait remarquer, avec juste raison, que ces observations ne sont pas convaincantes, il n'y a pas certitude que les cellules où se voient des mitoses descendent

de celles qni se sont divisées amitotiqnement. Je crois que, dans le cas des cellules à bacilles, cette objection ne pent être faite. En effet, j'ai bien établi que chez les larves et chez les Blattes adultes normales, ces cellnles se mnltiplient par amitose; même chez des animaux parasités, j'ai observé des cellnles à bacilles en division directe dans des lobes de tissu adipenx, voisins d'autres lobes présentant des mitoses. D'antre part, chez les Blattes parasitées, les cellules en voie de mitose sont très nombrenses. En présence de ces faits, il faut admettre qne les mitoses snccèdent à des amitoses, et il serait illogiqne de considérer les cellules en voie de division indirecte comme des éléments qui jamais ne se seraient mnltipliés par amitose.

J'ai cru intéressant de rechercher si, parmi les parasites du corps gras des Insectes, antres qne des Microsporidies, il en existe qni déterminent chez leurs hôtes des modifications aussi profondes qne celles que je viens d'étudier chez la Blatte.

Pérez (1903 a), étndiant le cycle évolntif d'*Adelea mesnili*, Coccidie cœlomique, parasite d'nn Lépidoptère (*Tineola bisčliella*), a constaté que: «chez les individns où l'infection est la moins intense, le corps adipenx est senl contaminé; les cellnles, cohérentes entre elles, forment, comme chez les individns sains, des masses irrégulièrement lobées, flottant entre les organes; c'est an milien dn réticulum de ce tissn que l'on pent voir les parasites insinués sporadiquement dans les cellules, et ne produisant que des déformations locales, sans rompre la cohésion de l'ensemble.»

Léger (1907) vient de décrire un nonveau Myxomycète (*Sporomyxa*) parasite du tissu adipeux des *Scaurus*. Le savant Protistologiste a bien vonlu me commnniqner le résultat de ses observations en ce qui concerne la réaction de l'hôte vis-à-vis du parasite. Dans certains cas, il se constitue autonr de petits amas de spores des sortes de kystes défensifs formés de quelques cellules conjonctives qui s'aplatissent contre le parasite. Mais ces formations kystiques, d'importance extrêmement variable, ne sont pas constantes. Léger n'a jamais observé de mitoses dans le tissu adipeux même fortement infesté. Par contre, il a vu quelquefois, dans le voisinage des parasites, des noyaux de cellnles adipenses en division directe.

Donc, de ces denx parasites du corps gras d'Insectes, une Coccidie et un Myxomycète, aucun ne détermine chez son hôte une réaction comparable à celle que je viens de signaler chez les Blattes infestées par une Microsporidie.

Brasil (1904) dans un chapitre de sa thèse, a étndié l'action de Sporozoaires parasites dn tube digestif des Pectinaires sur l'épithélium intestinal et il a constaté que des parasites divers exercent nne influence différente snr les cellules épithéliales. En dehors de dislocations d'ordre purement mécaniqne, l'action exercée par l'un de ces parasites, *Joyeuxella*, sur l'épithélium de l'intestin moyen semble nulle: «Les cellules parasitées ne paraissent pas souffrir de la présence d'un corps étranger. La sécrétion se fait normalement. Nous avons souvent rencontré des cellules contenant à la fois nn parasite, des grains zymogènes, des corpuscnles de graisse de réserve.»

Le Sporozoaire de la région terminale de l'intestin moyen exerce une influence tonte autre; il détermine nne atrophie progressive du noyau, atrophie suivie de celle de la cellnle.

Tous ces faits, rapprochés les uns des antres, montrent une fois de plus combien sont variés les modes suivant lesquels se fait la réaction des organismes parasités.

Conclusions.

L'étude d'une Microsporidie du genre *Plistophora*, parasite du tissn adipeux de la Blatte, m'a conduit à étudier une réaction très nettement marquée de l'hôte vis à vis du parasite.

Cette réaction est caractérisée par l'apparition de mitoses dans les cellules graisseuses et dans les cellnles à bacilles qui snbissent une dédifférenciation. Ces mitoses sont souvent anormales: asymétriqnes, multipolaires, désordonnées. La multiplication cellulaire, le retour des cellules à nn type beaucoup plus primitif, la présence de mitoses atypiques rappellent certaines tumeurs.

Etant donné que, chez les Blattes normales les cellules à bacilles se mnltiplient par division directe, et par division indirecte chez les Blattes parasitées, il faut admettre que, dans certaines conditions, la mitose peut succéder à la division directe.

Nancy, le 23 Janvier 1908.

Index bibliographique.

1896 Balbiani et Henneguy: Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. C. R. de l'Acad. des Sciences Paris T. CXXIII p. 269.
1897 Bouin, P.: Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale dn tube séminifère. Thèse de Doctorat en Médecine, Nancy.
1904 Brasil: Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes. L'épithélinm intestinal de la Pectinaire. Arch. Zool. expér. et gén. 4e Série T. 2 p. 91.
1905 Caullery et Mesnil: Recherches sur les Haplosporidies. Arch. Zool. expér. et gén. 4e Série T. 4 p. 101.
1898 Cuénot: Analyse d'un travail de Balbiani et Henneguy. L'Année biologique T. II.
1896 Henneguy: Leçons sur la Cellule. Paris.
1904 —: Les Insectes. Paris.
1904 Hesse: Microsporidies nouvelles des Insectes. Ass. franç. pour l'avancement des Sciences 33e Sess. Grenoble. p. 97.
1907 Léger: Un nouveau Myxomycète, endoparasite des Insectes. C. R. de l'Acad. des Sciences T. CXLV 2e Sem. 1907.
1902 Léger et Duboscq: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasit. T. VI p. 377.
1907 Mercier: Recherches sur les bactéroïdes des Blattides. Arch. f. Protistenk. Bd. IX p. 346.
1907a —: Sur la mitose des cellules à Bacillus cnenoti. C. R. de l'Acad. des Sciences T. CXLV 2e Sem. 1907.
1903 Pérez, Ch.: Contribution à l'étnde des Métamorphoses. Bnll. Scient. de la France et de la Belgiqne T. 37 p. 195.
1903a —: Le cycle évolutif de l'Adelea mesnili. Coccidie cœlomique parasite d'un Lépidoptère. Arch. f. Protistenk. Bd. II p. 1.
1905 —: Microsporidies parasites des Crabes d'Arcachon. Soc. Scient. d'Arcachon. Station biologique 8e année p. 15.
1904 Prenant: Traité d'Histologie. A. Prenant, P. Bouin et L. Maillard. T. I: Cytologie générale et spéciale. Paris (Schleicher).
1907 Siedlecki: Über die Struktur und die Lebengeschichte von Caryotropha mesnili. Bull. Acad. Sc. Cracovie, Sc. math. et nat. mai 1907 p. 453.
1894 Thélohan: Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Scient. de la France et de la Belgique T. 26 p. 100.

Explication de la planche.

Planche XXII.

Figures 1 à 7. *Plistophora* parasite du tissu adipeux de la Blatte.

Fig. 1. Méronte. Formol picrique. Hématoxyline ferrique. Eosine. × 1800.

Fig. 2. Jeune sporonte. Formol picrique. Hématoxyline ferrique. Eosine. × 1800.

Fig. 3. Sporonte plus âgé. Formol picrique. Hématoxyline ferrique. Eosine. × 1800.

Fig. 4. Formation des spores dans le sporonte. Formol picrique. Hématoxyline ferrique. Eosine. × 1800.

Fig. 5. Spore à l'état frais. *l* ligne de suture des valves. × 1200.

Fig. 6 et 7. Spores après traitement par l'acide azotique. *c* capsule polaire. *f* filament dévaginé. × 1200.

Figures 8 à 16. Formol picrique ou Sublimé acétique. Hématoxyline ferrique. Eosine. × 1200.

Fig. 8. Tissu adipeux d'une Blatte adulte parasitée. *c* cellule en mitose.

Fig. 9. Mitose dans le tissu adipeux d'une Blatte parasitée. Les deux cellules filles sont formées.

Fig. 10. Cellule en mitose du tissu adipeux d'une Blatte parasitée. Formation des deux étoiles-filles. *m* masses chromatiques.

Fig. 11. Une cellule à bacilles binucléée (division directe) du tissu adipeux d'une Blatte normale.

Fig. 12. Cellule à bacilles d'une Blatte parasitée. Les parasites (*p*) entourent la cellule (*c*) dont les bacilles (*b*) subissent la dégénérescence granuleuse.

Fig. 13. Tissu adipeux d'une Blatte parasitée; deux cellules à bacilles (*a* et *b*) en mitose. *a* mitose désordonnée.

Fig. 14. Cellule à bacilles en mitose. Les chromosomes sont soudés en une plaque chromatique (*chr*). Les bacilles sont rassemblés en un amas (*m*).

Fig. 15. Mitose multipolaire dans le tissu adipeux d'une Blatte parasitée.

Fig. 16. *c* mitose asymétrique dans une cellule à bacilles du tissu adipeux d'une Blatte parasitée.

Bücherbesprechung.

Pycnothrix monocystoides nov. gen., nov. sp., ein neues ciliates Infusor aus dem Darm von *Procavia* (*Hyrax*) *capensis* (Pallas). Von Dr. H. Schubotz, Assistent am Zoologischen Institut der Universität Berlin. Erschienen in: L. Schultze, Forschungsreise im westlichen und centralen Südafrika, ausgeführt in den Jahren 1903—1905. (Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft Bd. XIII, I. Protozoa, p. 1—18 3 Taf.)

Das Material zu der vorliegenden Arbeit wurde von Herrn Prof. Leonhard Schultze in dem Dünndarm eines Klippdachses gefunden und teils in Formol, teils in Sublimat konserviert. Das merkwürdige Infusor ist durch enorme Größe ausgezeichnet und wurde anfänglich seinem ganzen Aussehen nach für eine Gregarine gehalten. Es besitzt eine ausgesprochen spindelförmige Gestalt und ist 2,2—3,2 mm lang, während sein dicker Durchmesser zwischen 0,25 und 0,5 mm schwankt. Der ganze Körper ist pelzartig mit ca. 15 μ langen Cilien bedeckt und zeigt ein auffallend scharf differenziertes Ecto- und Endosark.

Das ungefähr 50 μ dicke Ectosark zerfällt, abgesehen von den Cilien, in drei Schichten, von denen die beiden 2 μ bzw. 9 μ starken äußeren eine feine radiäre Strichelung erkennen lassen und nach außen beide von je einer Reihe dicht gelagerter Körnchen, deren Zahl der der Cilien zu entsprechen scheint, begrenzt sind. Die stärkere innere Schicht wird außerdem noch von einer großen Zahl gleichmäßig verteilter Vacuolen durchsetzt. Ihre Fasern treten in die dritte, ca. 37 μ messende Partie des Ectosarks ein und verbinden sich dort mit den zahlreichen derben Myonemen, die diesen Teil charakterisieren. Nach der üblichen Einteilung des Ectosarks der ciliaten Infusorien in Pellicula, Alveolarschicht und Corticalplasma bezeichnet Verf. die äußerste Partie als Pellicula + Alveolarschicht, die beiden folgenden als das Corticalplasma. Nach dieser Auffassung besitzen die Cilien von *Pycnothrix* zwei Basalkörperchen und treten nach Passieren der Pellicula und der Alveolarschicht mit den der Corticalschicht eingelagerten Myonemen in Verbindung. Zwei am Vorderende des Tieres entspringende Wimperfurchen endigen nach schwach spiraligem

Verlauf am Hinterende. Merkwürdig an ihnen ist das Vorhandensein einer ganzen Reihe taschenförmiger Vertiefungen, die, abgesehen von dem After, die einzigen Verbindungen des Endosarks mit der Außenwelt darstellen und demnach als Cytostoma aufzufassen wären. Zahlreiche sich kreuzende Myoneme inserieren an den Rändern der Wimperfurchen und dienen offenbar zum Verschluß der Rinnen.

Das einförmig gebaute Endosark ist von lockerer Struktur und birgt zahlreiche kleine Körnchen. Durchsetzt wird es von einem an der Grenze des zweiten und dritten Körperdrittels mit einem Exkretionsporus beginnenden Kanalsystem, das, sich mehr oder minder stark verzweigend, nach vorn vordrängt und blind im Endosark endigt. Die Kanäle besitzen eine besondere Wandung und scheinen bewimpert zu sein. Ihr spärlicher, körneliger Inhalt weist wohl auf die exkretorische Tätigkeit des Kanalsystems hin.

Der ziemlich mangelhaft konservierte Macronucleus ist meist kugelig und besitzt einen Durchmesser von 100 μ. Seine Struktur ist sehr dicht, eine deutliche Kernmembran fehlt. Nucleolen sind in wechselnder Anzahl vorhanden und umschließen stets mehrere Binnenkörper. In einer oberflächlichen Vertiefung des Macronucleus liegt der linsenförmige, nur sehr unvollkommen färbbare Micronucleus.

Interessant ist die häufige Beobachtung kernloser Tiere. Diese zeigten stets eine Verletzung des Ectosarks, ähnelten sonst aber in jeder Beziehung normalen Individuen. Da zuweilen noch kernhaltige Exemplare eine deutliche Verdünnung des Ectosarks in der Nähe des Kernes zeigten, scheint der Kern von dem lebenden Tier zuweilen ausgestoßen zu werden, eine Erscheinung, die bei Ciliaten bisher noch nie beobachtet wurde.

Erwähnt sei auch, daß sich in *Pycnothrix* häufig kleine parasitische Nematoden fanden, die teils durch Lücken des Ectosarks, teils durch den After eingedrungen waren.

Die Teilung wird stets durch die Abschnürung des Hinterendes des Infusors eingeleitet. Gleichzeitig zieht sich der Macronucleus zipfelförmig in die Länge, um allmählich hantelförmige Gestalt anzunehmen. Der Bau des Verbindungsstückes der Hantelenden erscheint (durch reihenweise Anordnung der Microsomen?) feinfädig. Bei Beginn der Teilung entledigt sich das Tier seiner Secrete und bildet auch das excretorische Knäuelsystem mehr oder minder weit zurück. Darauf beginnt die neue Anlage der Wimperfurchen, deren komplizierte Entstehung ebensowenig wie das weitere Verhalten der Tochterkerne infolge Fehlens von entsprechenden Teilungsstadien weiter verfolgt werden konnte.

Zweimal fanden sich ein Paar Tiere, von denen das kleinere durch das Ectosark des größeren bis zu dessen Endoplasma vorgedrungen war und nur noch mit dem Hinterende herausragte. Die Kerne der Tiere lagen in gleicher Höhe, zeigten aber keine bedeutenden Abweichungen von dem normalen Befund. Verf. läßt es dahingestellt, ob hier eine Conjugation oder ein zufälliges Eindringen der kleineren Tiere durch die durch äußere Verletzungen entstandenen Öffnungen vorliegt.

Was die systematische Stellung von *Pycnothrix monocystoides* betrifft, so stellt man das Tier nach Ansicht des Verf. am besten anhangsweise zu den ciliaten Infusorien.

In dem konservierten Material befanden sich außerdem noch zwei Typen bedeutend kleinerer Infusorien in großer Menge, die aber in ihrem Bau trotz mancher Ähnlichkeiten so voneinander abweichen, daß es nicht angängig erscheint, sie in einer Species zu vereinen. Für die Entstehung der einen Form aus *Pycnothrix monocystoides* (durch Schizogonie etwa in der Weise wie bei manchen Schizogregarinen) spräche ihr in 19 Fällen beobachtetes Vorkommen im Endosark von *Pycnothrix*, der Besitz einer Wimperfurche, zahlreiche Vacuolen im Corticalplasma und eines dichten Wimpernkleides, das, nach Ansicht des Verf., bei in Zellen schmarotzenden Infusorien wohl rückgebildet werden würde. Für die Annahme, daß die kleineren Infusorien gelegentlich parasitisch in *Pycnothrix* leben, wäre geltend zu machen, daß sie sich sowohl in kernlosen *Pycnothrix* als auch in solchen mit ganz unveränderten Kernen finden und daß sie vollkommen den freien Individuen gleichen, ferner daß ausnahmslos bei infizierten *Pycnothrix* eine Verletzung des Ectosarks festzustellen ist, durch welche eine Einwanderung, wie sie von den parasitischen Nematoden beobachtet wurde, stattgefunden haben kann. Auch wurden niemals Übergänge in Bau und Größe von den kleinen zu den riesigen Infusorien gefunden, die demnach, bis eine genauere Erforschung der Tiere bestimmtere Schlüsse erlaubt, als verschiedene, aber nahe verwandte Gattungen dem System einzureihen wären.

Berliner.

Bücherbesprechung.

Dunbar, Zur Frage der Stellung der Bacterien, Hefen und Schimmelpilze im System. — Die Entstehung von Bacterien, Hefen und Schimmelpilzen aus Algenzellen. St. 60. 3 Fig. u. 5 Tafeln. München und Berlin (R. Oldenbourg) 1907.

„Meiner Meinung nach entwickeln sich die Bacterien aus chlorophyllhaltigen Pflanzen. Die Bacterien gehören nicht nur phylogenetisch zu den chlorophyllhaltigen Algen, sondern sie entstehen auch heute noch täglich und überall aus solchen“ (St. 11). — Wenn ein in der bacteriologischen Technik so bewanderter Forscher wie Dunbar sich entschließt, ein die citierte sensationelle Schlußfolgerung enthaltendes Buch zu publizieren, so erscheint jeder, scheinbar noch so berechtigter Vorwurf eines in technischer Beziehung nicht exakten Vorgehens a priori hinfällig. Immerhin konnte ich mich bei der Lektüre dieser Schrift des Gefühles nicht entwinden, daß derselben die notwendige Überzeugungskraft nicht innewohnt.

Vielleicht bringt es die Fülle des Überraschenden, das D. bietet, mit sich. Viele Einzelheiten verdienen volle Aufmerksamkeit. So z. B. wenn D. berichtet, daß es ihm gelang, aus diphtherischem Material auffallend pathogene Hefen und Schimmelpilze zu isolieren oder mittels von aus Pestrattenkadavern isolierten Schimmelreinkulturen Pestbeulen zu erzeugen.

Den Ausgangspunkt der Untersuchungen D.'s bilden Palmellaalgen, deren Art er näher nicht feststellt. Von Interesse ist, daß sich die Form derselben unter dem Einfluß verschiedener Nährböden stark verändert. Die Abbildungen bekräftigen den Ausspruch D.'s, „daß niemand daran denken würde, sie für identisch zu halten“ (St. 15). In Pepsin- und Trypsinlösungen entwickeln sich die Algen gut weiter.

In älteren Algenzellen treten Einlagerungen auf, welche man gewöhnlich für Stärke oder Öl gehalten hat, aus deren Aussehen D. jedoch vorhersagen kann, welche Art von Microorganismen in den betreffenden Kulturen zu erwarten ist (St. 15).

Diese Einlagerungen scheinen mir von einem anderen Standpunkt aus Interesse zu beanspruchen, indem sie mich lebhaft auf die von mir bei dem *Bact. anthracis* beschriebenen Sporoidkörper erinnern. Ebenso wie diese treten die farblosen Einlagerungen der Algen nach dem Aufhören der Zellteilungen auf, sind je nach dem Nährboden verschieden groß, ja können die Größe der Algenzellen selbst erreichen (11 μ), sind säurefest, färben sich mit der LUGOL'schen Lösung gelb. Andere färben sich mit Methylenblau in verschiedenen Tönen, oder geben auch Stärkereaktion. Es sind also verschiedenartige Gebilde, wie ja auch D. zugibt. Großen Einfluß auf die Entwicklung der Algen übt die Alkaleszenz des Nährbodens, am besten gedeihen sie bei einem 0,01 proz. HCl entsprechenden Alkaleszenzgrad; ist er höher, so entwickeln sich farblose Algen. Wachsen die Algen auf irgend einem Nährboden üppig, so bekommt man bei Überimpfung auf denselben Nährboden kein Wachstum mehr, dafür aber auf einem sonst für die Algen ungünstigen Substrat. Sie verhalten sich somit genau so, wie ich es vom *Bact. anthracis* festgestellt habe.

Zur Bacterienbildung neigen hauptsächlich ältere Algenkulturen (St. 30). In jüngeren erhält man sie bei Kultivierung der Algen in einem Zuckerbouillon + Ammoniumsulfat Nährboden mit Zusatz von Kupfersulfat und Alkali (St. 35), und zwar vorwiegend Sporenbildner.

Obwohl D. bei seinen Algenkulturen von einer Einzelzelle ausgegangen ist, so erbielt er trotzdem nicht etwa nur e i n e Art von Bacterien daraus (St. 44). Die Bacterien, welche sich entwickelt haben, entsprechen bezüglich der Form den Einschlüssen der Algenzellen (St. 45).

Trotz der sensationellen Resultate möchte ich doch keineswegs schließen, daß D. in die Fehler HALLIER's zurückgefallen ist. Die Methodik D.'s ist unantastbar. Er hat ganz zweifellos mit Algenreinkulturen, sterilen Nährböden (Sterilisation im Autoklaven bei $1^1/_2$ Atmosphäre!) und Ausschluß der Luftinfektion gearbeitet. (Die Bacterien entwickelten sich auch in Kolhen, die niemals geöffnet worden sind.)

Trotzdem würde ich noch weitere Mitteilungen abwarten, ehe ich der eingangs citierten Schlußfolgerung D.'s beitreten könnte. Der Umstand, daß Bacterien und Schimmel nicht auftreten in Kolben, in welchen die Algen abgestorben waren (St. 30), deutet darauf hin, daß die Gegenwart der ersteren mit dem Leben der letzteren zusammenhängt. Es bleibt jedoch erst abzuwarten, ob ein g e n e t i s c h e r Zusammenhang besteht. D. sagt (St. 21): „Die Frage, ob diese farblosen Körper (die Einlagerungen, aus welchen nach ihm die Bacterien entstehen sollen) ein Produkt des Chlorophyllbläschens darstellen, oder das Chlorophyllbläschen selbst, ob es sich um eine Degeneration des Bläschens handelt, oder um Veränderungen, die man anders nennen sollte, ist an und für sich so komplizierter Natur, daß ein Eingehen darauf mich notwendigerweise von meinem Thema zu weit ablenken müßte." Und doch wäre es meiner Ansicht nach geboten gewesen, eben diese Frage genau zu verfolgen, da sie mir geeignet erscheint, den Casus zu erklären. Es wäre zu prüfen gewesen, ob es sich nicht etwa um intracelluläre Parasiten[1]) gehandelt habe, was mit Hinblick

[1]) Diesbezüglich stimmt mir (brieflich) auch v. PROWAZEK bei.

auf die Natur der Sache, sowie auf die Ankündigung D.'s, daß außer den Schimmelpilzen, Hefen und Bacterien auch noch andere Microorganismen und zwar solche, die man heute in das Tierreich rechnet, in den Entwicklungskreis der grünen Algen gehören, gewiß a priori nicht abzuweisen ist.

Priv.-Dozent Dr. VLAD. RŮŽIČKA.

Anm. der Redaktion. Daß es sich tatsächlich um eine Infektion der Algen, deren genaue Bestimmung in Anbetracht derartig weittragender Schlüsse sehr erwünscht gewesen wäre, handelt, erscheint den Herausgebern als das Wahrscheinlichste. Dazu liegen eine Reihe von ähnlichen Befunden vor. So sind in neuerer Zeit eine Anzahl von kleinen amöbenartigen Protozoen bekannt geworden, die im Plasma oder Kern von anderen Protozoen parasitieren (DANGEARD, PRANDTL, DOFLEIN). Ferner sei darauf aufmerksam gemacht, daß auch bei Algen teilweise sogar in der Membran sehr häufig allerlei fremde parasitische Organismen, auch Bacterien, eingeschlossen sind, was der eine von uns bei seinen Volvocineenuntersuchungen leider öfters konstatieren konnte. Ähnlich finden sich auch nach DOFLEIN in der Cystenwand des Infusors *Colpoda* kleine Cystchen von Amöben resp. Myxomyceten eingeschlossen.

Bei unseren heutigen entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen über Algen, Pilze, Bacterien und Protozoen erscheint ein genetischer Zusammenhang so verschiedener Organismen, wie ihn D. auf Grund seiner Zuchtversuche annimmt, fast ausgeschlossen. Um seine Auffassungen zu beweisen, müßte D. einerseits unbedingt den genauen morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang feststellen, andererseits aus den betreffenden Bacterien umgekehrt wieder die Algen züchten, gleichfalls unter genauer morphologischer Feststellung des Zusammenhangs.

Bücherbesprechung.

Atlas der ätiologischen und experimentellen Syphilisforschung. — Mit Unterstützung der Deutschen dermatologischen Gesellschaft herausgegeben von ERICH HOFFMANN. Berlin (Verlag von Julius Springer) 1908.

Dieser von HOFFMANN dem Andenken SCHAUDINN's gewidmete Atlas soll eine Epoche der Luesforschung, die mit METSCHNIKOFF's und ROUX's Entdeckung von der Übertragbarkeit der Lues an Affen beginnt und mit der Entdeckung der *Spirochaeta pallida* durch SCHAUDINN endigt, in würdiger Weise abschließen und die wichtigsten Beobachtungen zahlreicher Forscher, die in kurzer Zeit in großer Zahl angestellt worden sind, im Bilde festhalten. HOFFMANN hat mit großer Mühe die wichtigsten Daten zu diesem mustergültig ausgestatteten Atlas gesammelt, die Dermatologische Gesellschaft hat in Bern 1906, um SCHAUDINN „zum Zeichen dauernder Dankbarkeit ein literarisches Denkmal zu setzen“, beschlossen, die Herausgabe des Werkes im weitgehenden Maße zu unterstützen, und die lithographische Anstalt von Werner & Winter in Frankfurt a. M. hat die lithographische Vervielfältigung der Tafeln in glänzender Weise besorgt. Die Tafeln begleitet erklärender Text. Auf den ersten 8 Tafeln sind die Ergebnisse der experimentellen Affenlues zur Darstellung gebracht und es ist mit besonderem Danke zu begrüßen, daß mit Ausnahme von Tafel II Fig. 2 und Tafel VIII Fig. 2 überall der Spirochätenbefund vermerkt worden ist.

Auf den folgenden Tafeln sind verschiedene Luesspirochäten (GIEMSA- und BERTARELLI-LEVADITI-Präparate) abgebildet; des Vergleiches wegen bringen drei spätere Tafeln *Sp. balanitidis, refringens, Sp. gangraenae carcinomatosae, Sp. buccalis, media* u. *dentium, Sp. vincenti. Sp. balanitidis* mit den geißelähnlichen Endfäden, *Sp. buccalis* mit deutlichem Randsaum und dem sog. Kernstab, *Sp. dentium* aus einer Reinkultur von MÜHLENS, dann die Rekurrensspirochäten, Hühnerspirochäten, *Sp. anodontae* mit deutlicher undulierender Membran und Längsteilungsstadien, und schließlich *Sp. balbianii*, bei der allerdings die undulierende Membran nicht so deutlich wie im vorigen Falle dargestellt ist. In Eisenhämatoxylin-

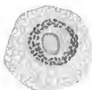
Präparaten und in stark nach GIEMSA überfärbten Ausstrichen kann man sie aber auch hier mit aller Deutlichkeit darstellen. Es folgt dann eine Reihe von Abbildungen nach Schnittpräparaten, die verschiedene Autoren HOFFMANN beigesteuert hatten, und zwei Tafeln mit Originalphotogrammen von SCHAUDINN, wo in Fig. 9 die sog. „Eingerollte Spirochätenform", in Fig. 23, 24, 27, 28, 29 die Endgeißeln der Luesspirochäten und beginnenden Längsteilung reproduziert worden sind. Bemerkenswert ist schließlich Fig. 4 auf Tafel 34; sie stellt eine *Sp. buccalis* mit deutlichem Kernstab und Randsaum der undulierenden Membran dar.

Trotz der Angriffe von SIEGEL, THESING, SAHLING und SCHULZE steht die ätiologische Bedentung der *Sp. pallida* jetzt fest und wir sind HOFFMANN zum besonderen Danke verpflichtet, daß er gerade in einem so musterhaften Atlas die meisten Tatsachen der Ätiologie der Lues im Bilde der Nachwelt überliefert hat.

PROWAZEK.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

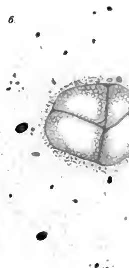
1.



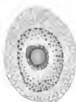
3.



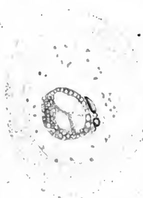
6.



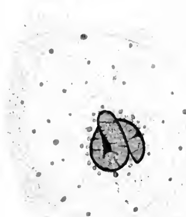
2

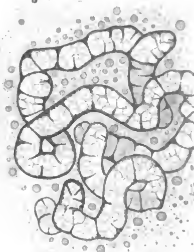


4.



5.

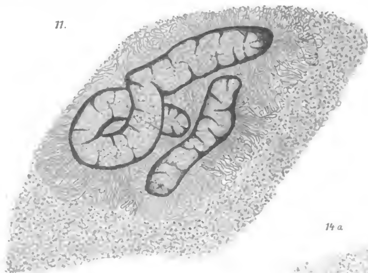


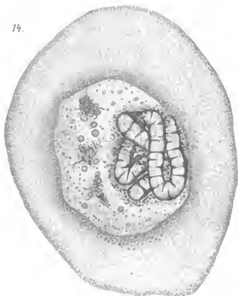




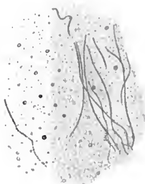
Fischer

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


11.
12.

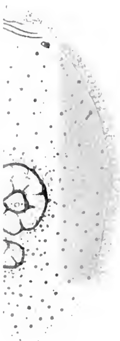

14.


14 a

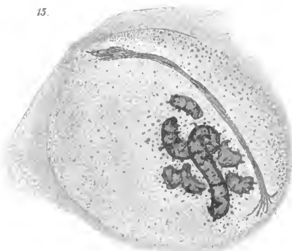


13.





15.

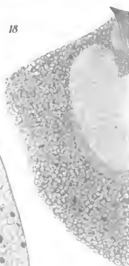


Fischer

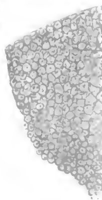
Lith Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

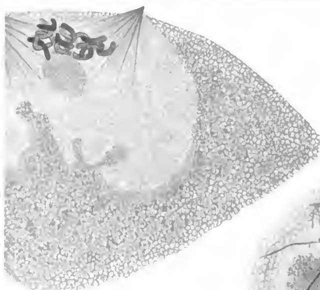
16.

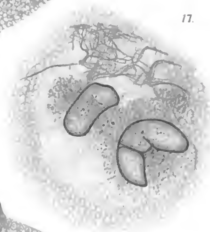
18



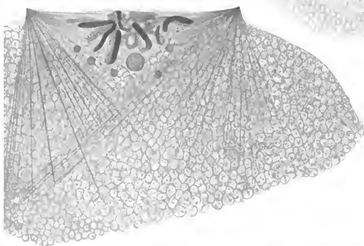
19.







17.



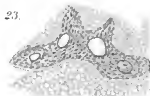
Fischer in Jena

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena

20.



23.



23a



21.

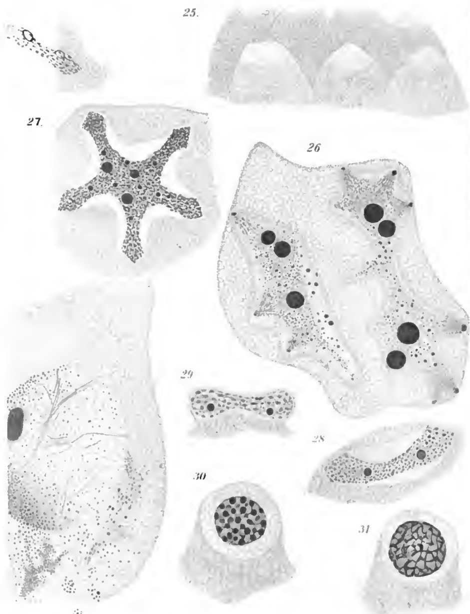


23



24

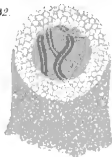




Fischer in Jena

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

32.



33.

33 a



34

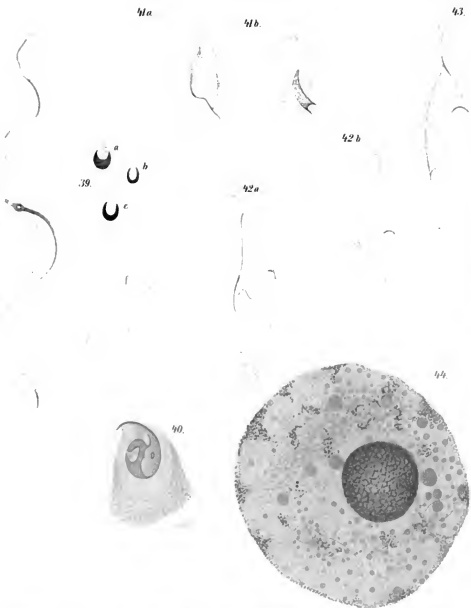


38

37.

36

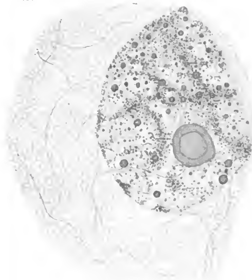
35.



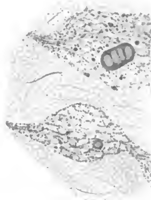
v. Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

45.



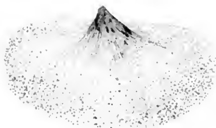
46.

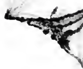


48.

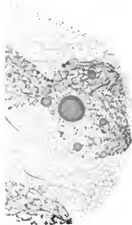


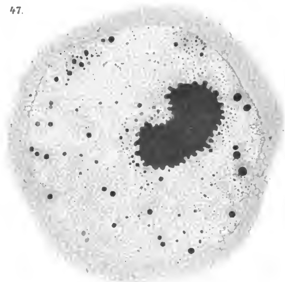
49.





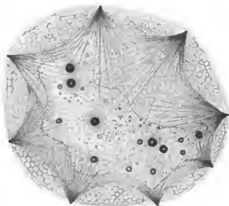
47.



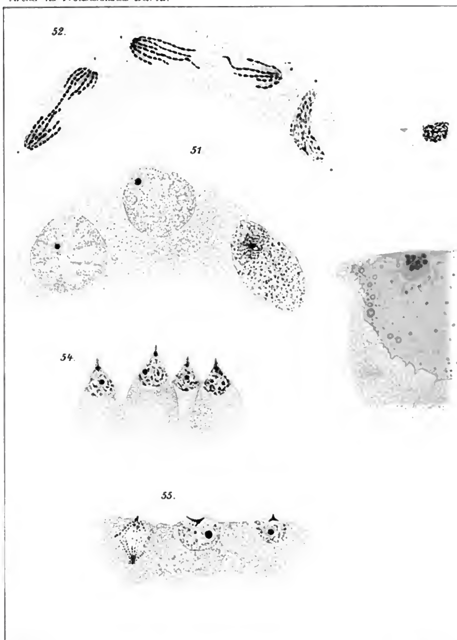


50.





G. Fischer in Jena. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Th. Moroff gez.

Verlag von Gustav F

57.



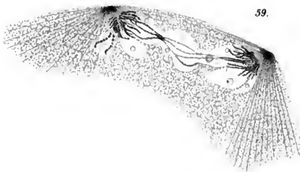
58.



56.



59.



ischer in Jena

60.

61.



62.



63.



64



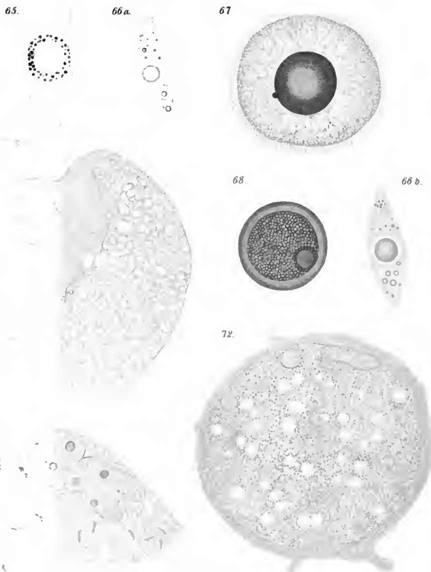
69

70

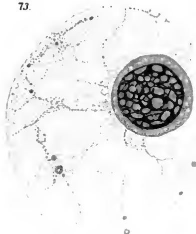


71




65.
66 a.
67
68.
66 b.
72.

73.



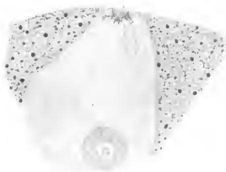
74.

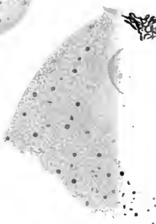


76.



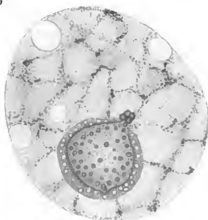
77.







75



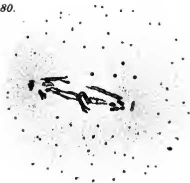
79

78

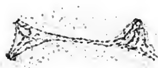


Fischer

80.



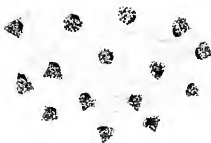
81.



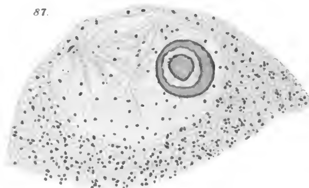
82.



86.



87.



Th. Moretz gez.

Verlag von Gusta

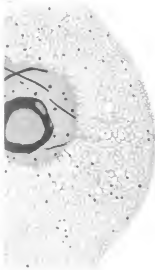
83.



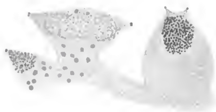
84.



88.



85.



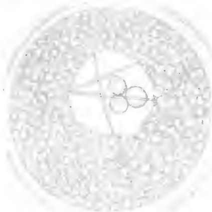
89.



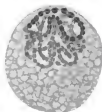
Fischer in Jena.

Lith Anst v [illegible] Jena.

90



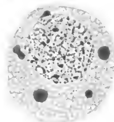
92.



93



96

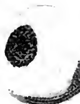


97

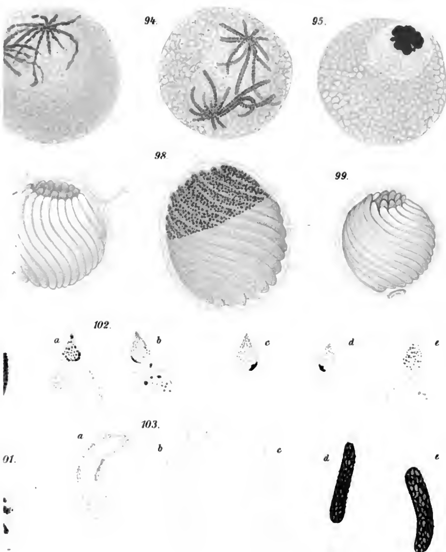
91.



100

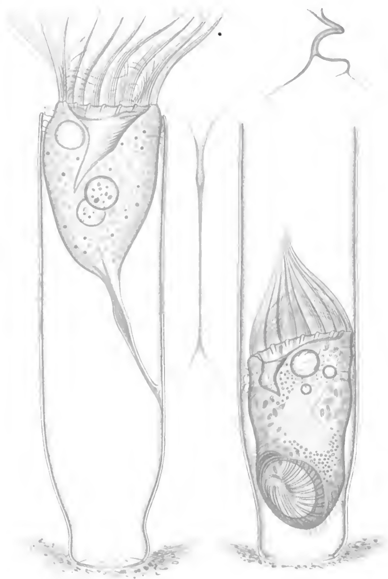




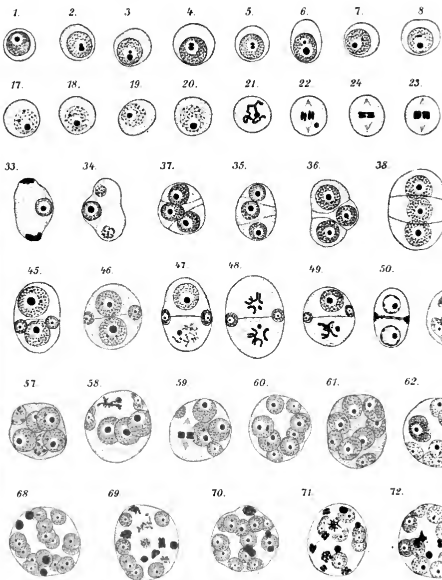


Fischer in Jena

Lith Anst v Johannes Arndt Jena

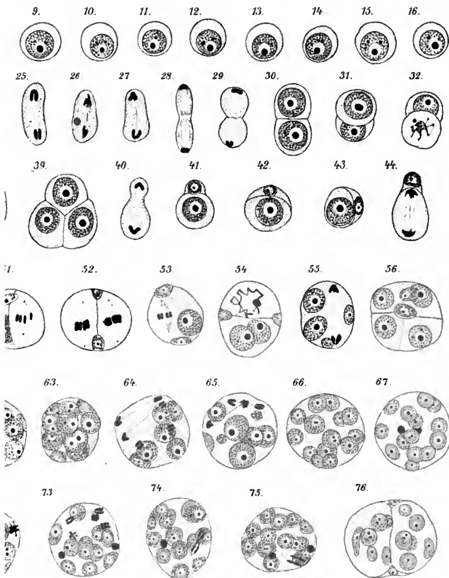


Gustav Fischer



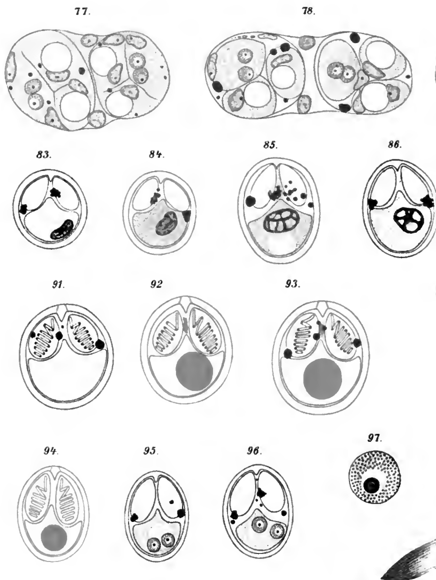
Keysselitz

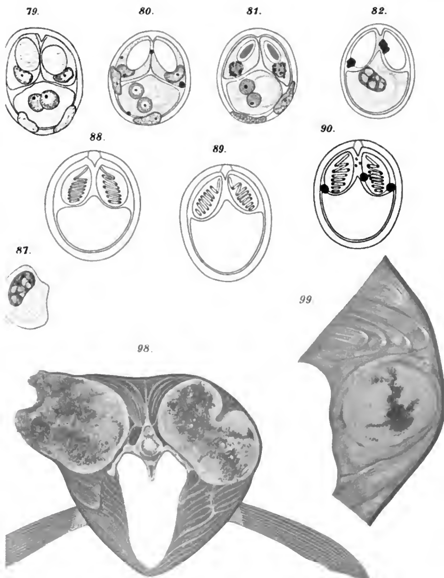
Verlag von Gusta

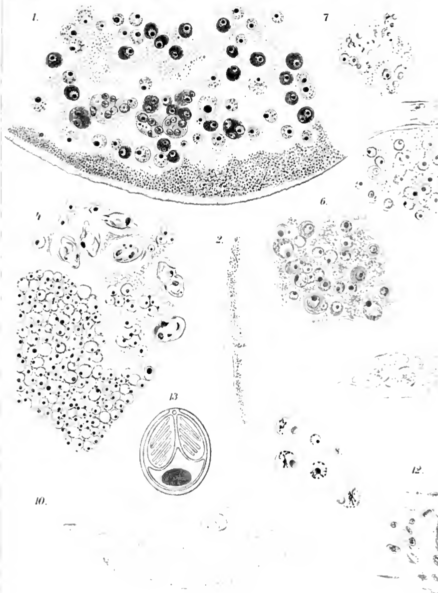


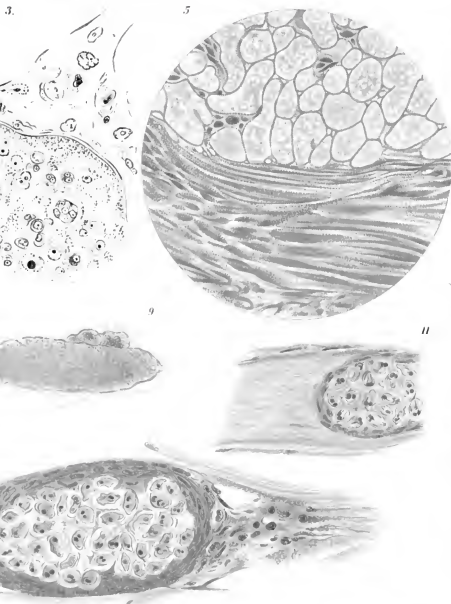
Fischer in Jena

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.


77.
78.
83.
84.
85.
86.
91.
92
93.
94.
95.
96.
97.

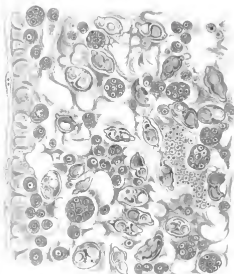

79.
80.
81.
82.
88.
89.
90.
87.
99
98.


1.
7
6.
4
2.
13
8.
12.
10.

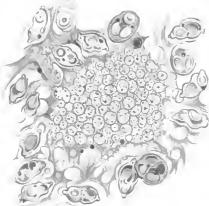


stav Fischer

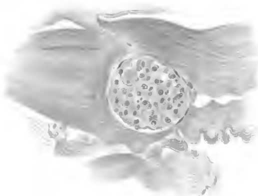
14



15.

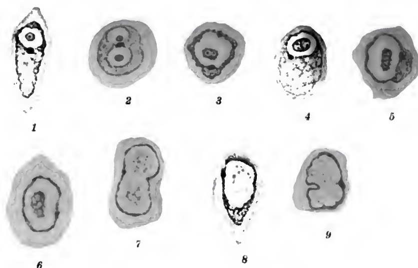


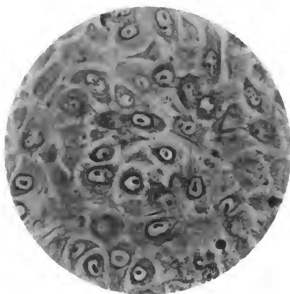
17



16.





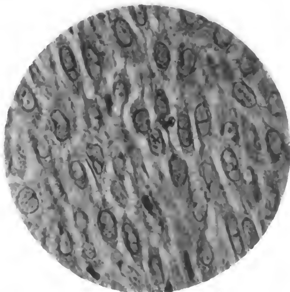


10

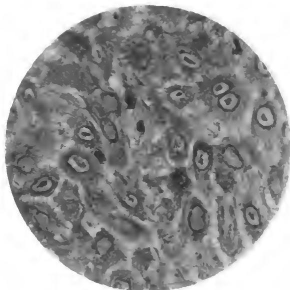
Keysselitz

Crayondruck von J. B. Obernetter, München

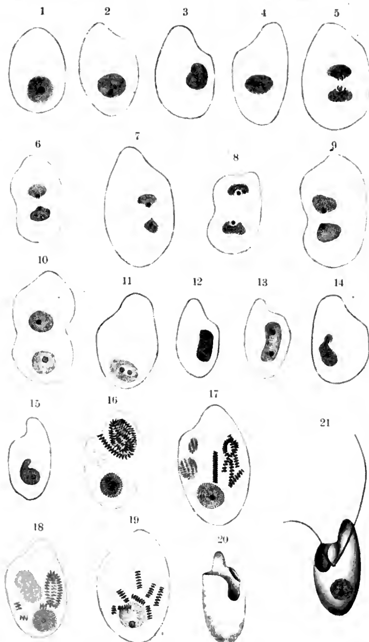
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



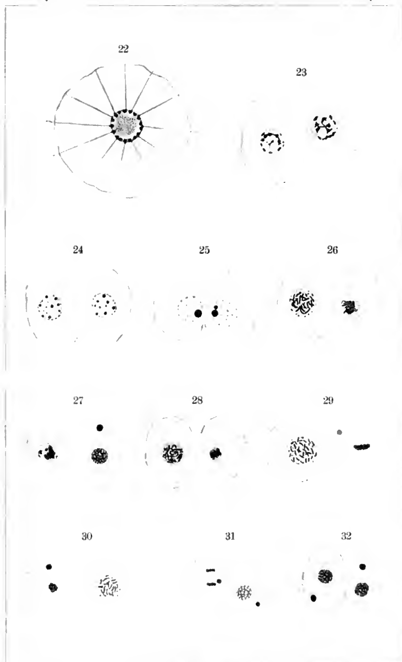
11



12



Keysselitz. Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Keysselitz. Verlag von Gustav Fischer in Jena.

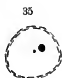
33



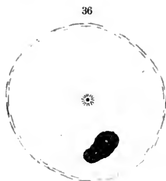
34



35



36



37



38



40



41



39



43



42



44



Keysselitz. Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**


Fig. 1.

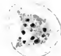

Fig. 2.


Fig. 3.

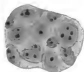

Fig. 4.



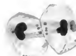
Fig. 8.



Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.



chr


Fig. 9.

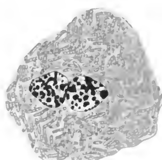

Fig. 11.



Fig. 10.

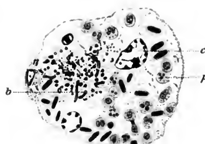


Fig. 12.

L. Mercier gez.

Verlag v Gust

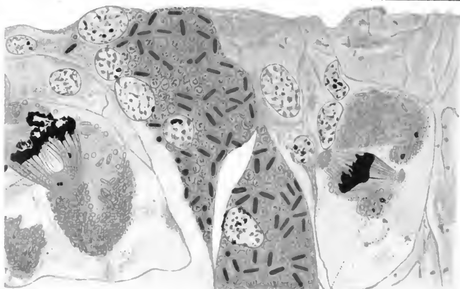


Fig. 13.

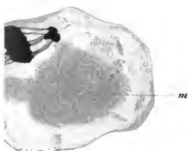


Fig. 14.

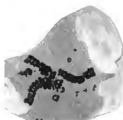


Fig. 15.



Fig. 16.

v Fischer, Jena

Lith Anst.v.K.Wesser,Jena

